УДК 581.526.325.2

© А. Г. Охапкин

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА КАК ПОКАЗАТЕЛЬ УСЛОВИЙ СУЩЕСТВОВАНИЯ В ВОДОТОКАХ РАЗНОГО ТИПА

A. G. OKHAPKIN. PHYTOPLANKTON SPECIES COMPOSITION AS AN INDICATOR OF ENVIRONMENTAL CONDITIONS IN RIVERS OF DIFFERENT TYPES

Показаны основные закономерности изменения видового состава фитопланктона в незарегулированных плотинами ГЭС реках и водохранилищах разного возраста и водообмена системы Средней Волги в связи со спецификой условий существования альгоценозов в этих водотоках. Приведена эколого-флористическая и географическая характеристика обнаруженных водорослей, продемонстрированы возможности флористического анализа при характеристике комплекса основных абиотических факторов в исследованных водных экосистемах.

Видовой состав водорослей водоемов является чутким индикатором условий существования, отражающим особенности естественно-исторического развития, степень антропогенного влияния и уровень продуктивности вод (Воденичаров, 1985, 1986; Vodenicharov, 1986). Состав потамофитопланктона начали изучать с момента первых гидробиологических исследований рек в Англии, Америке, Германии и России (Hynes, 1970; Whitton, 1975; Волга..., 1978; Reynolds, 1988; Охапкин, 1994).

Основные результаты эколого-флористического изучения волжского фитопланктона охарактеризованы нами ранее (Охапкин, 1994). В многочисленных публикациях приводятся данные по составу фитопланктона и динамике основных групп водорослей, отмечается влияние на структуру альгоценозов особенностей площади водосбора, гидрологии и гидрохимии, уровня антропогенного воздействия на р. Волгу и ее притоки.

Целью настоящей работы явилась попытка охарактеризовать на основе более чем двадцатилетних наблюдений альгофлору генетически связанной системы водотоков в пределах Средней Волги, различающихся морфометрическими, гидрологическими, гидрохимическими показателями, в частности степенью евтрофирования их вод, а также продемонстрировать влияние зарегулирования стока на соотношение основных систематических и экологических компонентов альгофлоры.

Материал и методика

Видовой состав фитопланктона незарегулированной р. Волги от плотины Горьковской ГЭС до г. Чебоксары исследовали в 1969—1980 гг., Горьковского водохранилища — в 1972—1983 и в 1988—1992 гг. в основном посезонно, реже — ежемесячно. Фитопланктон речных экосистем, не затронутых гидростроительством, изучали в разные периоды с конца 1970-х до начала 1990-х гг. путем стационарных и маршрутных наблюдений в основном на водотоках бассейна Чебоксарского водохранилища: на Оке в нижнем течении, ее притоках (Клязьме, Сейме, Мокше, Теше), Везломе, Ватоме, Ветлуге, Керженце, Линде, Санде, Узоле (левые притоки р. Волги), Кудьме, Суре, Цивиле (правые) и некоторых других (всего более 20) (рис. 1). Станции отбора проб были установлены в основном в среднем и нижнем течении рек, где процессы формирования и становления потамофитопланктона как ценоза уже завершились.

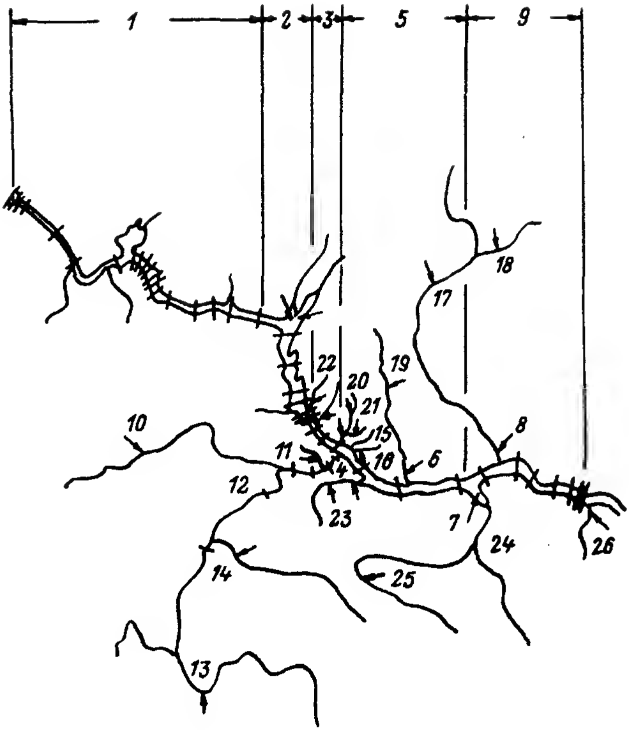


Рис. 1. Схема районирования Горьковского и Чебоксарского водохранилищ, расположение разрезов и станций на их акватории и притоках р. Волги в 1969—1992 гг.

Горьковское водохранилище: *1* — речной район, *2* — озерный; Чебоксарское водохранилище: *3* — верхний речной район, *4* — Окский плес, *5* — речной район, *6* — Керженецкий плес, *7* — Сурский плес, *8* — Ветлужский плес, *9* — озерный район; реки: *10* — Клязьма, *11* — Сейма, *12* — Ока, *13* — Мокша, *14* — Теша, *15* — Везлома, *16* — Ватома, *17* — Ветлуга, *18* — Большая Какша, *19* — Керженец, *20* — Линда, *21* — Санда, *22* — Узола, *23* — Кудьма, *24* — Сура, *25* — Пьяна, *26* — Цивиль. Стрелками показаны основные станции отбора проб на водотоках бассейна Чебоксарского водохранилища.

Материал собирали в основном ежедекадно, реже ежемесячно. Начальные этапы сукцессии фитопланктона при зарегулировании стока р. Волги изучены в первые 10 лет (1981—1990 гг.) существования Чебоксарского водохранилища.

Отбор и обработку альгологических материалов проводили по общепринятой методике (Гусева, 1956; Методика..., 1975; Федоров, 1979; Лаврентьева, Бульон, 1981; Кузьмин, 1984). Всего за период исследований отобрано, обработано и проанализировано более 3.5 тыс. проб фитопланктона.

При определении видового состава водорослей использованы «Определитель пресноводных водорослей СССР», «Флора споровых растений СССР», определители водорослей Украины, «Диатомовые водоросли СССР» (1988, 1992), а также следующие руководства: Starmach, 1968, 1983, 1985; Hindak, 1977, 1980, 1984; Ettl, 1983; Komarek, Fott, 1983; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b; Ветрова, 1986 и ряд других. Эколого-географическая характеристика водорослей дана по наиболее часто применяемой альгологами системе, галобность — по системе Кольбе (Прошкина-Лавренко, 1953), отношение к pH по шкале Хустедта в понимании Н. Н. Давыдовой (1985). Индикаторная значимость видов-показателей сапробности приводится по «Унифицированным методам исследования...» (1975, 1977), а также работам V. Sládeček (1963, 1973), L. Kalbe (1973), R. Wegl (1983) с последующими добавлениями и изменениями (Sladecek, Perman, 1978; Krienitz, 1985; Marvan et al., 1985; Sládeček, 1986).

Результаты и их обсуждение

Анализ литературы (Жупаненко, 1970; Левшина, 1974; Moore, 1976; Hindak, Durkovicova, 1977; Волга..., 1978; Приймаченко, 1981; Chiaudani, Marchetti, 1984; Кузьмин, 1985; Saiz, 1985; Huff, 1986; Биология..., 1987; Веретенникова, 1987; Иванов, 1987; Мацкявичене, 1987; Steinberg et al., 1987; Костикова и др., 1988; Науменко, 1988а, б, 1996; Васильева, 1989; Герасимова, 1996) показал, что видовое разнообразие водорослей планктонных сообществ речных экосистем достаточно велико и определяется влиянием морфометрических характеристик рек, степенью антропогенного воздействия и температурными условиями. Реки таежной и тундровой зон, лимитирующим фактором развития фитопланктона которых является температура, а часто и недостаток биогенов, отличаются явным преобладанием диатомовых водорослей над остальными компонентами альгофлоры.

Система водотоков Средней Волги характеризуется высоким флористическим разнообразием водорослей в толще воды (табл. 1): сводный список насчитывает 1237 видов, с учетом внутривидовых таксонов и водорослей, определенных только до рода, — 1506. Видовое богатство водотоков системы Средней Волги в 1980—1990-х гг. сопоставимо с числом видовых и внутривидовых таксонов водорослей, найденных во всей р. Волге в конце 1960-х — начале 1970-х гг., заметно выше такового в Рыбинском, Куйбышевском, Волгоградском и Саратовском водохранилищах, водохранилищах Днепра, реках Сибири (Оби, Ангаре и ее водохранилищах, Енисее, речных системах Якутии). По-видимому, это определяется помимо достаточно хорошей изученности значительной биотопической неоднородностью исследованной системы водотоков, разнообразием условий формирования речного стока на фоне достаточной или избыточной обеспеченности биогенными элементами.

Таксономическое разнообразие альгофлоры (число порядков, родов, видов и внутривидовых таксонов) закономерно увеличивается от малых рек (протяженностью до 100 км) к большим (больше 600—1000 км) и водохранилищам, образованным на больших реках (рис. 2). Соотношение числа видовых и внутривидовых таксонов водорослей из разных отделов в конкретных списках отдельных водотоков определяется спецификой воздействия факторов среды, морфометрией, водообменом и биогенной обеспеченностью (рис. 3). Для альгофлоры малых рек характерны преобладание диатомовых водорослей (37.3 %) по числу видовых и внутривидовых таксонов и незначительная доля синезеленых (3.7 %) в отличие от рек большей протяженности и водохранилищ. Эвгленовые водоросли в альгофлоре малых рек по разнообразию состава стоят на третьем месте (14.3 %) после зеленых. В водохранилищах заметнее флористическое

ТАБЛИЦА 1

Число таксонов различного ранга в альгофлоре рек и водохранилищ Средней Волги

Отдел	Число					Общее число видовых и внутривидовых таксонов
	порядков	родов	видов	внутривидовых таксонов	идентифицированных до рода	
Cyanophyta	3	27	110	25	—	135
Chrysophyta	4	14	76	7	—	83
Bacillariophyta	6	44	348	100	—	448
Xanthophyta	3	14	39	1	—	40
Cryptophyta	1	3	23	1	1	25
Dinophyta	2	4	26	5	1	32
Raphidophyta	1	2	1	—	1	2
Euglenophyta	2	10	104	57	—	161
Chlorophyta	12	140	510	60	10	580
Всего	34	258	1237	256	13	1506

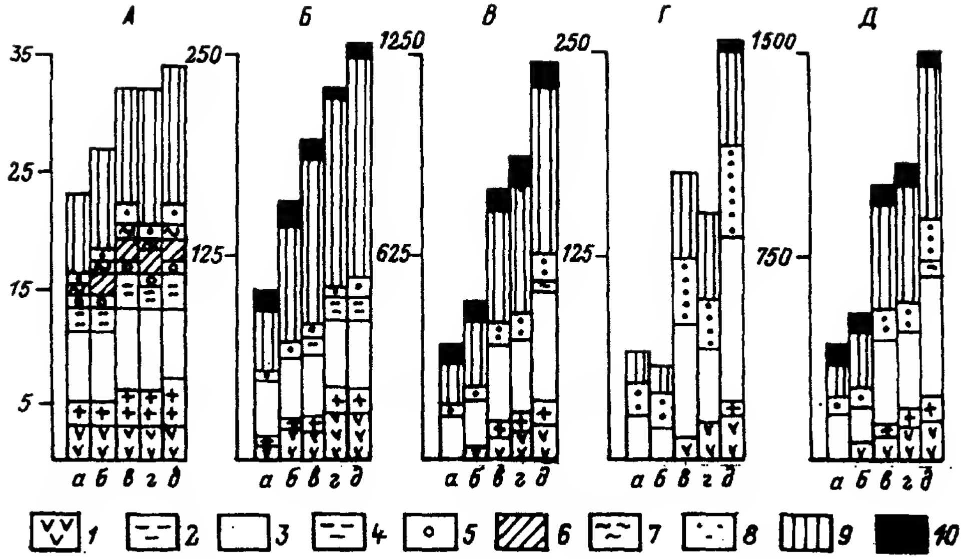


Рис. 2. Таксономическая структура альгофлоры водотоков системы Средней Волги.

Отделы водорослей: *1* — *Cyanophyta*, *2* — *Chrysophyta*, *3* — *Bacillariophyta*, *4* — *Xanthophyta*, *5* — *Cryptophyta*, *6* — *Dinophyta*, *7* — *Raphidophyta*, *8* — *Euglenophyta*, *9*—*Chlorophyta*, 10 — прочие.

По осям ординат — число таксонов: *А* — порядки, *Б* — роды, *В* — виды, *Г* — внутривидовые таксоны, *Д* — состав водорослей в целом; по осям абсцисс: *а—в* — реки (*а* — малые, *б* — средние, *в* — большие), *г* — водохранилища, *д* — система в целом.

участие зеленых водорослей (в основном за счет порядка *Chlorococcales* — 40.7 %), а также выше, чем в реках, роль синезеленых (10.5 %), золотистых (5.4 %) и динофитовых (2.6 %). Это соотношение отражает улучшение условий вегетации водорослей перечисленных отделов при зарегулировании речного стока и влияние евтрофирования (Приймаченко, 1981; Mantere, Heinonen, 1983; Охапкин, 1994). Несмотря на рост абсолютного видового богатства эвгленовых водорослей от малых рек к большим и водохранилищам, их флористическое значение в этом ряду постепенно снижается (соответственно 14.3, 10.2 и 9.4 %).

В целом альгофлора рассматриваемой системы водотоков сформирована водорослями из 34 порядков, принадлежащими к 258 родам, 1237 видам. Следующие 10 порядков являются ведущими по разнообразию состава: *Chlorococcales* (23.3 %), *Raphales* (21.8 %), *Euglenales* (10.6 %), *Desmidiales* (6.4 %), *Chlamydomonadales* (5.2 %), *Araphales* (4.6 %), *Chroococcales* (3.7 %), *Ochromonadales* (3.4 %), *Oscillatoriales* (3.2 %) и *Heterococcales* (2.3 %). Они образуют 84.5 % всего таксономического разнообразия альгофлоры водотоков.

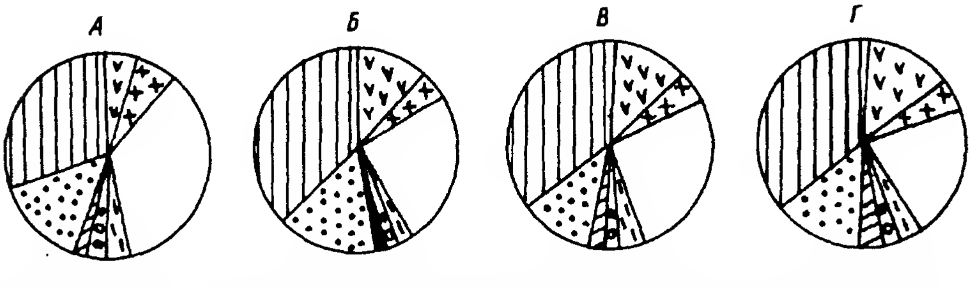


Рис. 3. Соотношение водорослей разных систематических отделов в альгофлоре малых (*А*), средних (*Б*), больших (*В*) рек и водохранилищ (*Г*) Средней Волги.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

ТАБЛИЦА 2

Ранговая оценка родового состава фитопланктона водотоков системы Средней Волги

Род	Реки			Водохранилища	Система в целом
	малые	средние	большие		
Scenedesmus	$\frac{1}{9.2}$	$\frac{1}{7.3}$	$\frac{1}{7.2}$	$\frac{1}{8.0}$	$\frac{1}{7.1}$
Navicula	$\frac{2}{5.9}$	$\frac{2}{3.6}$	$\frac{2}{6.3}$	$\frac{2}{5.0}$	$\frac{2}{6.0}$
Trachelomonas	$\frac{3}{5.2}$	$\frac{4}{3.4}$	$\frac{3}{4.0}$	$\frac{3}{4.4}$	$\frac{3}{4.3}$
Nitzschia	—	$\frac{8}{2.1}$	$\frac{4}{3.4}$	$\frac{4}{3.3}$	$\frac{4}{3.4}$
Closterium	—	$\frac{5}{2.6}$	$\frac{6}{2.7}$	—	$\frac{5}{2.5}$
Euglena	$\frac{7}{2.6}$	$\frac{3}{3.6}$	$\frac{5}{3.1}$	$\frac{8}{1.9}$	$\frac{6}{2.4}$
Fragilaria	$\frac{5}{3.3}$	$\frac{9}{1.9}$	$\frac{7}{2.2}$	$\frac{10}{1.7}$	$\frac{7}{2.4}$
Phacus	$\frac{4}{4.5}$	$\frac{7}{2.2}$	$\frac{9}{1.9}$	$\frac{5}{2.1}$	$\frac{8}{2.1}$
Chlamydomonas	—	$\frac{6}{2.4}$	$\frac{10}{1.9}$	—	$\frac{9}{1.9}$
Cosmarium	—	—	—	$\frac{6}{2.1}$	$\frac{10}{1.9}$
Synedra	$\frac{6}{2.6}$	$\frac{10}{1.9}$	$\frac{8}{1.9}$	$\frac{9}{1.8}$	—
Monoraphidium	$\frac{8}{2.6}$	—	—	—	—
Pinnularia	$\frac{9}{2.1}$	—	—	—	—
Cryptomonas	$\frac{10}{2.1}$	—	—	—	—
Anabaena	—	—	—	$\frac{7}{1.9}$	—

Примечание. Под чертой — процент числа видовых и внутривидовых таксонов рода в списках водорослей данной группы водотоков.

При ранговой оценке родового состава по группам водотоков (табл. 2) выявлены 15 ведущих по таксономической значимости родов. Среди них род *Scenedesmus* составил 7.1 % всего флористического богатства альгофлоры исследованной системы водотоков. Положение первых 3 родов по разнообразию их состава для разных групп водотоков довольно стабильно. В малых реках в формировании видового состава заметнее значение родов *Phacus, Fragilaria, Synedra*, только здесь как ведущие зарегистрированы роды *Monoraphidium, Pinnularia* и *Cryptomonas*. Средние и большие реки имеют одинаковый состав ведущих родов водорослей, но для первых заметнее роль рода *Nitzschia*, а для вторых — *Euglena* и *Chlamydomonas*. В водохранилищах этот список пополняют синезеленые (*Anabaena*). Родовой спектр альгофлоры водотоков разной трофности достаточно сходен. В гипертрофных водотоках возрастает флористическое значение мелкоклеточных центрических диатомовых (род *Stephanodiscus*), хлорококковых и зеленых жгутиковых, а также представителей рода *Nitzschia*. В таксономической структуре речной альгофлоры наблюдается закономерное снижение относительного видового богатства родов с монадной организацией таллома от малых рек (14.4 %) к

ТАБЛИЦА 3

Число таксонов видового и внутривидового ранга из разных экологических групп в альгофлоре рек и водохранилищ Средней Волги

Отдел	Планктонные	Бентосные	Литоральные	Эпибиотные	Обитатели обрастаний
Cyanophyta	96	20	7	10	2
Chrysophyta	71	—	9	3	—
Bacillariophyta	69	196	73	3	107
Xanthophyta	15	4	16	2	3
Cryptophyta	20	—	5	—	—
Dinophyta	31	—	1	—	—
Raphidophyta	—	—	2	—	—
Euglenophyta	44	—	114	3	—
Chlorophyta	429	33	105	5	8
Всего	775	253	332	26	120

водохранилищам (8.4 %) при заметном возрастании абсолютного числа зарегистрированных видовых и внутривидовых таксонов в более крупных водотоках.

Бóльшая часть обнаруженных видов водорослей отмечена в 1—3 водотоках. 16 видов встречались во всех исследованных реках и водохранилищах (1.1 % всего флористического разнообразия). Среди диатомовых это *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *Cyclostephanos dubius* (Frike) Round, *Melosira varians* Ag., *Aulacosira granulata* (Ehr.) Sim., *Asterionella formosa* Hass., *Synedra acus* Kütz., *S. ulna* (Nitzsch) Ehr., *Cymatopleura solea* (Breb.) W. Sm., *Cymbella silesiaca* Bleisch., *Gomphonema angustatum* (Kütz.) Rabenh. + *G. parvulum* (Kütz.) Kütz.; среди зеленых — *Monoraphidium griffithii* (Berk) Kom.-Legn., *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chod., *S. intermedius* Chod., *S. quadricauda* (Turp.) Breb.; среди эвгленовых — *Trachelomonas volvocina* Ehr. и *T. planctonica* Swir.

В большинстве исследованных водотоков кроме вышеперечисленных видов встречены *Stephanodiscus agassizensis* Hak. et Kling, *S. invisitatus* Hohn et Hellerman, *Aulacosira distans* (Ehr.) Sim., *A. islandica* (O. Müll.) Sim., *Diatoma vulgaris* Bory, *Nitzschia acicularis* (Kütz.) W. Sm., *Rhoicosphenia abbreviata* (C. Ag.) Lange-Bertalot (диатомовые); *Chlamydomonas monadina* Stein, *Pandorina morum* (O. F. Müll) Bory, *Actinastrum hantzschii* Lagerh. var. *hantzschii*, *A. hantzschii* var. *subtile* Wolosz., *Coelastrum microporum* Näg., *C. sphaericum* Näg., *Crucigenia tetrapedia* (Kirchn.) W. et G. S. West, *Dictyosphaerium pulchellum* Wood, *Didymocystis planctonica* Korsch., *D. lineata* Korsch., *Lagerheimia genevensis* (Chod.) Chod., *Monoraphidium arcuatum* (Korsch.) Hind., *Oocystis borgei* Snow, *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh., *P. duplex* Meyen, *P. tetras* (Ehr.) Ralfs, *Scenedesmus denticulatus* Lagerh., *Tetraedron incus* (Teil.) G. M. Sm., *Tetrastrum staurogeniaeforme*

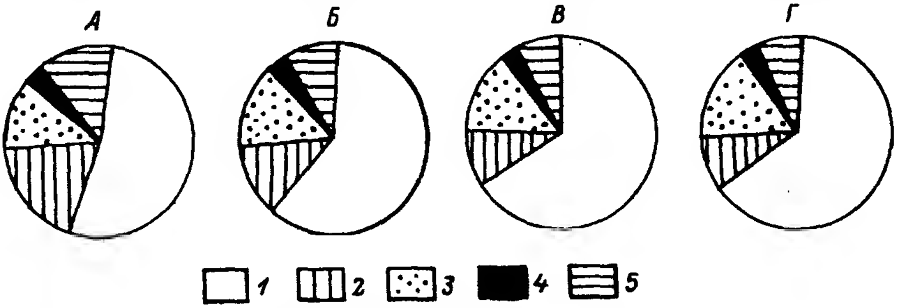


Рис. 4. Соотношение водорослей разных экологических групп в альгофлоре малых (*А*), средних (*Б*), больших (*В*) рек и водохранилищ (*Г*) Средней Волги.

1 — планктонные, *2* — бентосные, *3* — литоральные, *4* — эпибиотные, *5* — обитатели обрастаний.

ТАБЛИЦА 4

Эколого-географическая характеристика альгофлоры

Характеристика вида	Отдел							
	синезеленые	золотистые	диатомовые	желтозеленые	криптофитовые	динофитовые	эвгленовые	зеленые
Географическое распространение								
Космополитные	95	24	286	17	11	24	89	376
Северо-альпийские	1	—	48	—	—	—	2	6
Бореальные	7	5	50	2	—	1	6	30
Субтропические	1	—	—	—	—	1	—	1
Галобность								
Олигогалобы	18	—	27	5	1	6	—	36
Галофобы	1	9	23	2	2	—	14	43
Индифференты	60	37	246	7	9	10	82	316
Галофилы	12	1	67	2	1	1	1	4
Мезогалобы	—	—	24	—	1	1	—	—
Отношение к pH								
Ацидофилы + ацидобионты	—	—	4	1	1	—	1	12
Индифференты	13	6	30	6	5	11	28	72
Алкалифилы	9	1	88	—	—	1	1	12

(Schrod.) Lemm., *T. triangulare* (Chod.) Kom. (зеленые); *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. (синезеленые). Бóльшая часть этих видов, характеризующихся максимальной встречаемостью, относится к группе массовых, образующих основу численности и биомассы планктонных фитоценозов.

Комплекс планктонных организмов превалирует (более 50 % состава) во всех отделах, кроме диатомовых и эвгленовых (табл. 3), экологический спектр которых формируют бентосные виды (у диатомовых) и формы, приуроченные к прибрежным мелководным биотопам (диатомовые и эвгленовые). Состав речного фитопланктона образован почти поровну планктонными видами, обитателями дна, обрастаний и прибрежных местообитаний (в целом 46.8 %), что отражает специфику речных экосистем и роль гидродинамики как фактора, формирующего структуру сообществ. Возрастание значения пелагического комплекса видов и сокращение состава бентосных форм и обитателей обрастаний от малых рек к большим, а также более заметная роль литоральных компонентов альгофлоры в водохранилищах отражают специфику абиотических условий водоемов замедленного водообмена (рис. 4).

Основу флористического списка водорослей создают космополиты (85.1 % видов с известными данными по географическому распространению), пресноводные формы (индифференты — 72 %), обитающие в нейтральных или слабощелочных водах (индифференты — 57 %, алкалифилы — 37 %) (табл. 4). По отношению к степени органического загрязнения водной толщи, как и в конце 1960-х—начале 1970-х гг. (Охапкин, 1978), состав водорослей-показателей сапробности на 40 % образован β-мезосапробами, хотя достаточно разнообразны олигосапробы (17 %), а также индикаторы промежуточной степени загрязнения между β-мезо- и олигосапробной (23.3 %).

Связь альгофлористических показателей с факторами среды в речных экосистемах выражена довольно слабо, установлено достоверное снижение доли синезеленых и возрастание относительного видового богатства золотистых и криптофитовых в водотоках повышенной цветности. Реки с повышенной минерализацией вод богаче динофитовыми и обеднены десмидиевыми водорослями. Пропорция эвгленовых в составе фитопланктона рек, сильно загрязненных минеральными формами азота (до 4.4—

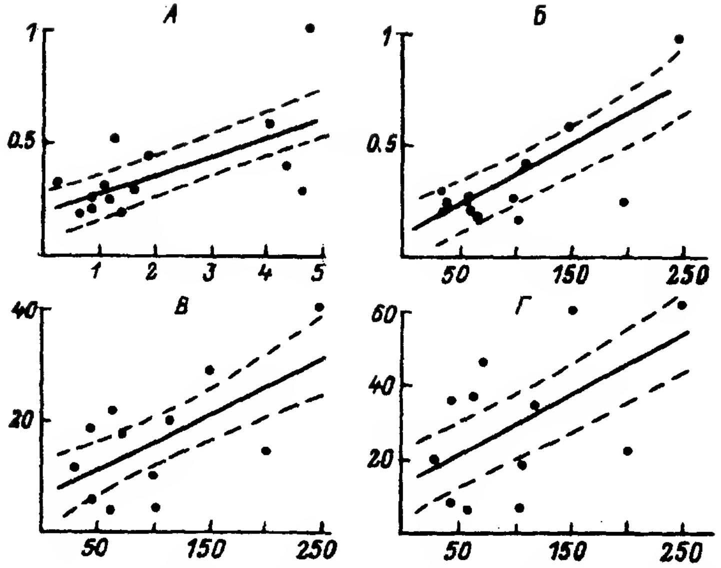


Рис. 5. Связь некоторых альгофлористических показателей и средних за год концентраций биогенных элементов в водотоках системы Средней Волги.

По осям абсцисс: *А* — сумма минерального азота, мг/л, *Б*—*Г* — фосфор общий, мкг/л. По осям ординат: *А*, *Б* — отношение числа видов центрических диатомовых к числу видов пеннатных; *В* — отношение числа видов хлорококковых водорослей к числу видов десмидиевых; *Г* — отношение суммы числа видов синезеленых, хлорококковых, центрических диатомовых и эвгленовых к числу видов десмидиевых.

4.8 мг $N_{мин}$/л), снижается, а зеленые водоросли с ростом евтрофирования речных систем занимают ведущие позиции в формировании альгофлоры.

Применение некоторых флористических коэффициентов (Шмидт, 1980; Харитонов, 1981; Сафонова, Ермолаев, 1983; Васильева, 1989; Корнева, 1990) (табл. 5) при изучении возможностей таксономического анализа альгофлоры как индикатора условий существования показало, что в реках, испытывающих значительную антропогенную нагрузку, родовые коэффициенты несколько ниже, а состав водорослей сформирован в основном монотипичными видами. Подтверждением связи флористических характеристик водотоков и уровня антропогенной нагрузки является достоверная линейная связь некоторых показателей загрязнения воды (Cl — среднее за год содержание хлоридов, мг/л) и евтрофирования ($N_{мин}$ — среднее за год содержание минерального азота, мг/л, $P_{общ}$ — то же общего фосфора, мкг/л) и отношения (S) числа видов к числу внутривидовых таксонов водорослей в альгофлоре водотоков:

$$S = 7.50 + 0.12\,\mathrm{Cl};\quad r = 0.64,\ p < 0.01;$$

$$S = 5.82 + 1.97\,N_{мин};\quad r = 0.72,\ p < 0.001;$$

$$S = 6.25 + 0.04\,P_{общ};\quad r = 0.51,\ p < 0.05.$$

Считают (Трифонова, 1990), что для озер флористические индексы Тунмарка и Нигарда (Thunmark, 1945; Nygaard, 1955) мало пригодны как индикаторы евтрофирования. В реках же с ростом содержания минерального азота и общего фосфора усиливается как флористическое, так и ценотическое значение группы мелкоклеточных центрических диатомовых (Hakansson, Stoermer, 1984; Stoermer, Hakansson, 1984; Casper et al., 1987), что приводит к возрастанию отношения числа видов центрических диатомовых к числу видов пеннатных в евтрофных и гипертрофных условиях ($r = 0.63$—0.74; $p < 0.001$) и снижению значения десмидиевых водорослей в них (рис. 5).

При наличии достоверных связей ряда флористических показателей с параметрами среды часто коэффициенты корреляции достаточно низкие, что, вероятно, является

ТАБЛИЦА 5

Отношения «число видов/число родов» (I) и «число видов/число внутривидовых таксонов» (II) в альгофлорах водотоков Средней Волги

Водотоки	Отношение		Водотоки	Отношение	
	I	II		I	II
Реки					
малые			*большие*		
Ватома*	2.3	5.7	Ветлуга*	2.7	6.9
Везлома*	3.1	5.7	Клязьма**	2.5	14.9
Санда	2.6	5.9	Сура**	1.8	9.2
Сейма**	2.0	16.7	Ока	2.4	9.3
средние			Волга (незарегулированная)	3.9	4.7
Керженец	2.4	11.0			
Линда*	2.5	6.1	**Водохранилища**		
Узола	2.0	12.0			
Кудьма**	1.9	19.1	Горьковское	3.5	8.0
Цивиль**	1.9	10.4	Чебоксарское	3.7	6.2

Примечание. * — средние за год концентрации $N_{мин}$ составили 0.3—1.0 мг/л, $P_{общ}$ —30—70 мкг/л; ** — то же для $N_{мин}$ — 1.3—4.8 мг/л, $P_{общ}$ — 100—250 мкг/л.

характерной чертой лотических экосистем. В реках постоянные нарушения структуры планктонных сообществ (интенсивная гидродинамика, летние паводки, антропогенное воздействие) приводят к частой смене периодов лимитирующего влияния одного фактора другим. По-видимому, это сказывается прежде всего на основополагающей характеристике сообществ — их разнообразии, в том числе и флористическом. Оптимальное соотношение внешних нарушений структуры сообществ и ресурсной обеспеченности продукционного процесса в евтрофированных равнинных реках умеренной зоны при отсутствии факторов, характеризуемых как суровость среды (низкие pH, экстремальные температуры, недостаток биогенов, высокая мутность) (Бигон и др., 1989), на наш взгляд, является основной причиной формирования высокого видового богатства в них.

При образовании водоемов замедленного водообмена в ходе зарегулирования стока рек родовые коэффициенты альгофлор формирующихся водохранилищ (Горьковского и Чебоксарского) и относительное значение внутривидовых таксонов водорослей в них заметно ниже, чем в р. Волге до зарегулирования стока (табл. 5). В водохранилищах, водный баланс которых в значительной степени определяется боковой приточностью (Чебоксарское), тенденция упрощения структуры альгофлоры при зарегулировании выражена не так явно, как в экосистемах, где роль этого фактора четко выражена только весной (Горьковское). Кроме того, таксономическое разнообразие альгофлоры определяется стадией сукцессии фитопланктона в водохранилище и степенью его евтрофирования (Охапкин, 1994, 1995а,б, 1996а,б, 1997).

В целом по числу видов и внутривидовых таксонов водорослей из разных отделов, а также по составу ведущих родов альгофлору малых рек изученной системы водотоков можно охарактеризовать как диатомово-зелено-эвгленовую, средних и больших — как зелено-диатомово-эвгленовую с заметным участием синезеленых, водохранилищ — как зелено-диатомово-синезеленую с заметной долей эвгленовых.

Особенностью состава фитопланктона системы водотоков Средней Волги является высокое видовое богатство эвгленовых водорослей, которые, как и в водоемах Западной Сибири (Сафонова, 1987), в общем составе альгофлоры занимают третье место. Это несомненно связано с воздействием заболоченного и залесенного водосбора левобережья р. Волги, а также с поступлением этих водорослей в реки из водоемов системы боковой приточности (заливов, стариц, пойменных озер, связанных с реками, протоками, и др.).

В евтрофированных реках умеренного пояса в пределах Европейского континента, сток которых частично или полностью зарегулирован плотинами ГЭС, эвгленовые водоросли обычно занимают четвертое место после зеленых, диатомовых и синезеленых. В условиях незарегулированного стока синезеленые водоросли, как правило, уступают эвгленовым третье место по разнообразию состава.

Выводы

1. Видовой состав потамофитопланктона водотоков умеренной зоны, как правило, очень богат и насчитывает в зависимости от степени изученности от 150—200 видов, разновидностей и форм водорослей (в незначительных по протяженности реках) до 1000—1500 и более (в крупных — Волга, Днепр, Дунай). Сводный список водорослей планктона системы водотоков Средней Волги насчитывает 1237 видов, а с учетом внутривидовых таксонов и определенных до рода — 1506. Высокое видовое богатство фитопланктона как компонент биоразнообразия речных экосистем формируется при оптимальном соотношении внешних нарушений структуры сообществ (умеренная гидродинамика) и ресурсной обеспеченности продукционного процесса (отсутствие биогенного лимитирования) на фоне неоднородности условий формирования речного стока.

2. Значение диатомовых и эвгленовых водорослей в формировании видового состава снижается от малых рек к большим и водохранилищам; в последних заметнее, чем в других водотоках, роль зеленых, синезеленых, золотистых и динофитовых. В группу наиболее таксономически значимых входят роды *Scenedesmus, Navicula, Trachelomonas, Nitzschia, Closterium, Euglena, Fragilaria, Phacus, Chlamydomonas* и *Cosmarium.*

3. Состав речного фитопланктона сформирован планктонными видами (50 %), обитателями бентали, обрастаний и прибрежно-мелководных биотопов (в сумме 46.8 %), что характерно для лотических экосистем и определяется достаточно высокой их гидродинамической активностью как фактором, влияющим на структуру сообществ. Видовой состав фитопланктона водохранилищ обогащается литоральными элементами (18—24 %).

4. Связь альгофлористических показателей с параметрами среды помимо характера гидродинамики определяется стадией евтрофирования водотока: с ростом содержания биогенов усиливается флористическое значение зеленых (за счет хлорококковых водорослей), а таксономическая структура фитопланктона упрощается (уменьшаются родовые коэффициенты, доля внутривидовых таксонов в общем видовом богатстве). Сходный процесс происходит и при зарегулировании стока рек исходно мезотрофно-евтрофного трофического типа.

5. В условиях r-отбора, характерного для евтрофированных рек, селективное преимущество получают быстрорастущие виды с большим отношением поверхность/объем, имеющие незначительные размеры клеток и высокую продуктивность. В евтрофных и гипертрофных водотоках вне зависимости от их протяженности этим условиям удовлетворяют центрические диатомовые (*Stephanodiscus, Cyclotella, Cyclostephanos, Aulacosira, Sceletonema*) и зеленые (хлорококковые) водоросли. С меньшим обилием состав массовых форм потамофитопланктона образуют криптофитовые (*Cryptomonas, Chroomonas*), вольвоксовые из зеленых (*Chlamydomonas*), динофитовые (*Gymnodinium, Glenodinium*), эвгленовые (*Euglena, Trachelomonas, Phacus*), реже золотистые (*Synura, Chrysococcus*) и рафидофитовые (*Gonyostomum*). Водоросли перечисленных отделов фитоценотически более значимы в реках небольшой протяженности или в верховьях больших рек, развиваясь с бентосно-эпифитными диатомовыми. В водохранилищах резко возрастает роль *Aulacosira islandica, Stephanodiscus binderanus, Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, нехарактерных для рек с естественным гидрологическим режимом.

Автор выражает искреннюю признательность С. И. Генкалу (Институт биологии внутренних вод РАН) за консультации по нанопланктонным центрическим диатомовым водорослям и З. И. Ветровой (Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины) — за консультации по эвгленовым водорослям.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49895).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества. М., 1989. Т. 2. 477 с.

Биология Усть-Илимского водохранилища. Новосибирск, 1987. 261 с.

Васильева И. И. Анализ видового состава и динамики развития водорослей водоемов Якутии. Якутск, 1989. 48 с.

Веретенникова В. Ф. Альгофлора р. Сев. Донец и его притоков // Вестн. Харьковск. ун-та. 1987. № 308. С. 32—36.

Ветрова З. И. Флора водорослей континентальных водоемов Украинской ССР. Эвгленофитовые водоросли. Вып. I. Часть I. Киев, 1986. 348 с.

Воденичаров Д. Г. Таксономический состав и таксономическая структура водорослей в экосистемах поверхностных вод и их использование в биологическом мониторинге // Комплексный глобальный мониторинг состояния биосферы: Тез. докл. 3-го Междунар. симпоз. (Ташкент, 14—19 окт. 1985 г.). М., 1985. С. 100—101.

Воденичаров Д. Г. Таксономическое разнообразие водорослей в экосистемах поверхностных вод и его значение для биологического мониторинга // Комплексный глобальный мониторинг состояния биосферы: Тр. 3-го Междунар. симпоз. (Ташкент, 14—19 окт. 1985 г.). Т. 3. Л., 1986. С. 203—208.

Волга и ее жизнь. Л., 1978. 352 с.

Герасимова Н. А. Фитопланктон Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Тольятти, 1996. 200 с.

Гусева К. А. Методы эколого-физиологического исследования водорослей // Жизнь пресных вод СССР. М.; Л., 1956. Т. 4. № 1. С. 122—159.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 244 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. 2. Л., 1988. Вып. 1. 116 с.; СПб., 1992. Вып. 2. 125 с.

Жупаненко Р. П. Фитопланктон Печенежского водохранилища и его формирование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков, 1970. 17 с.

Иванов А. И. Фитопланктон советского участка Дуная и заливов переднего края его Килийской дельты // Гидробиологические исследования Дуная и придунайских водоемов. Киев, 1987. С. 44—57.

Корнева Л. Г. Структура и динамика фитопланктона водоемов Северо-Двинской водной системы // Тр. / Ин-т биол. внутр. вод АН СССР. 1990. Вып. 59(62). С. 159—175.

Костикова Л. Е., Митковская Т. И., Ярмошенко Л. П. Количественная характеристика фитопланктона Нижнего Днестра. Киев, 1988. 29 с. Деп. в ВИНИТИ 28.09.88, № 8589—В88.

Кузьмин Г. В. Таблицы для вычисления биомассы водорослей. Магадан, 1984. 48 с.

Кузьмин Г. В. Видовой состав фитопланктона водоемов зоны затопления Колымской ГЭС. Магадан, 1985. 41 с.

Лаврентьева Г. М., Бульон В. В. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Л., 1981.

Левшина Н. А. Закономерности изменения растительного планктона реки Москвы в связи с зарегулированием стока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 24 с.

Мацкявичене В. Результаты исследования фитопланктона р. Нямунаса // Региональная гидрометеорология. 1987. № 13. С. 57—59.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 240 с.

Науменко Ю. В. Фитопланктон реки Конды // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1988а. № 14. Вып. 2. С. 66—71.

Науменко Ю. В. Характеристика состава фитопланктона реки Демьянки // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1988б. № 20. Вып. 3. С. 48—52.

Науменко Ю. В. Фитопланктон реки Оби: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1996. 33 с.

Охапкин А. Г. Альгологическая характеристика сапробности водохранилищ Волжского каскада: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1978. 24 с.

Охапкин А. Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. 275 с.

Охапкин А. Г. Видовое разнообразие и сукцессия фитопланктона в эвтрофном водохранилище // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера: Тез. докл. Междунар. конф. (19—23 нояб. 1995 г.). Петрозаводск, 1995а. С. 60—61.

Охапкин А. Г. К вопросу о трансформации видовой структуры планктонных растительных сообществ в ходе аллогенной сукцессии // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995б. С. 112—114.

Охапкин А. Г. Сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока // VII съезд гидробиологического общества РАН (14—20 окт. 1996 г.): Матер. съезда. Т. 1. Казань, 1996а. С. 206—208.

Охапкин А. Г. Динамика видового разнообразия фитопланктона при зарегулировании речного стока // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1996б. С. 75—77.

Охапкин А. Г. Таксономическая структура фитопланктона как показатель стадии сукцессии равиинных водохранилищ // Бот. журн. 1977. Т. 82. № 1. С. 46—54.

Приймаченко А. Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев, 1981. 278 с.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли — показатели солености воды // Диатомовый сборник. Л., 1953. Вып. 1. С. 187—205.

Сафонова Т. А. Эвгленовые водоросли Западной Сибири. Новосибирск, 1987. 192 с.

Сафонова Т. А., Ермолаев В. И. Водоросли водоемов системы озера Чаны. Новосибирск, 1983. 152 с.

Трифонова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990. 184 с.

Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. 3. Методы биологического анализа вод. М., 1975. 176 с.

Унифицированные методы исследования качества вод. Атлас сапробных организмов. М., 1977. 227 с.

Федоров В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М., 1979. 167 с.

Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли бассейна р. Анадырь (Чукотский автономный округ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 20 с.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Casper S. J., Scheffler W., Augsten K., Peschke T. Some observations of the *Stephanodiscus hantzschii*-group (*Bacillariophyta*) in waters of the G. D. R. I. *Stephanodiscus hantzschii* and *S.* «*tenius*» in lakes Wentow, Tollense, Haussee, and Bautzen Reservoir // Arch. Protistenkd. 1987. Bd 134. N 1. P. 17—34.

Chiaudani G., Marchetti R. Po // Ecology of european rivers / Ed. B. A. Whitton. Oxford, 1984. P. 401—436.

Ettl H. Chlorophyta. I. *Phytomonadina* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1983. Bd 9. 807 S.

Hakansson H., Stoermer E. F. Observations on the type material of *Stephanodiscus hantzschii* Grunow in Cleve & Grunov // Nova Hedwigia. 1984. Bd 39. P. 497—511.

Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (*Chlorophyceae*) // Biol. Pr. (Bratislava). 1977. Vol. 23. N 4. 190 p.; 1980. Vol. 26. N 6. 195 p.; 1984. Vol. 30. N 1. 308 p.

Hindak F., Durkovičova O. Das Phytoplankton des Donaunebenarmes bei der Wasserverksinsel in Bratislava // Biologia (Bratislava). 1977. Vol. 32. N 7. S. 517—531.

Hynes H. B. The ecology of running waters. Liverpool, 1970. 555 p.

Huff D. R. Phytoplankton communities in Navigation Pool N 7 of the Upper Mississippi River // Hydrobiologia. 1986. Vol. 136. P. 47—56.

Kalbe L. Kieselalgen in Binnengewassern. Diatomeen. Unter techn. Mitarb. von Heidrum Narkwardt. Wittenberg Lutherstadt. Ziemsen, 1973. 206 S.

Komarek J., Fott B., Chlorophyceae (Grunalgen). Ordnung: *Chlorococcales* // Die Binnengewasser Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren Nachbargebieten. Stuttgart, 1983. Bd 16: Das Phytoplankton Süsswassers. Systematik und Biologie. T. 7. H. 1. 1044 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 1. Teil. //Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1986. 876 S.; 1988. 2. Teil. 596 S.; Stuttgart; Jena, 1991a. 3. Teil. 576 S.; 1991b. 4. Teil. 437 S.

Krienitz L. Zum Vorkommen chlorellaler Indikatoralgen in Gewässern des Kothener Gebietes // Wiss. Hefte d. Pädagogischen Hochschule «W. Ratke» Kothen. 1985. H. 1. S. 23—24.

Mantere R., Heinonen P. The quantity and composition of phytoplankton, particularly *Chlorophyta*, in lakes of different trophic levels // Vesien tatkimuslaitokjulk. 1983. N 49. P. 58—63.

Marvan P., Sládečkova A., Lhotsky O. Revision des Indikationswertes einiger Algenarten // Wiss. Hefte d. Pädagogischen Hochschule «W. Ratke» Kothen. 1985. H. 1. S. 31—33.

Moore J. W. Seasonal succession of algae in rivers. I. Examples from the Avon, a large slow-flowing river // J. Phycol. 1976. Vol. 12. N 3. P. 342—349.

Nygaard G. On the productivity of five Danish waters // Verh. Intern. Vereinig. Theor. Angew. Limnol. 1955. Vol. 12. P. 123—132.

Reynolds C. S. Potamophytoplankton: paradigms, paradoxes, prognoses // Algae and Aquatic Environment / Ed. F. E. Round. Bristol, 1988. P. 286—311.

Saiz D. Das Phytoplankton des Цsterreichischen Donauabschnittes unter dem einfluss der Wasserbauten // Die Auswirkung der Wasserbaulichen Maβnahmen und der Belastung auf das Plankton und das Benthos der Donau. Sofia, 1985. S. 46—62.

Sládeček V. A guide to limnosaprobical organisms // Sb. Vysoke skoly chem.-technol. v Praze. Technologie vody. 1963. Bd 7. N 2. S. 543—612.

Sládeček V. System of water quality from the biological point of view // Ergebn. der Limnol. H. 7. Arch. fur Hydrobiol. Beinheft 7. 1973. P. 1—218.

Sládeček V. Diatoms as indicators of organic pollution // Acta Hydrochim. Hydrobiol. 1986. Vol. 14. N 5. P. 555—566.

Sládeček V., Perman J. Saprobic sequence within the genus *Euglena* // Hydrobiologia. 1978. Vol. 57. N 1. P. 57—58.

Starmach K. Chrysophyta. I. *Chrysophyceae* // Flora Sladkowodna Polski. Warszava, 1968. T. 5. 598 s.

Starmach K. Euglenophyta — Eugleniny // Flora Sladkowodna Polski. Warszava, 1983. T. 3. 594 s.

Starmach K. Chrysophyceae und *Haptophyceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1985. Bd 1. 515 S.

Steinberg C., Heindel B., Tille-Backhaus R., Klee R. Phytoplankton studien an langsamflieβenden Gewässern: Donau und Vils // Arh. Hydrobiol. Suppl. 1987. Vol. 68. N 3—4. S. 437—456.

Stoermer E. F., Hakansson H. Stephanodiscus parvus: validation of an enigmatic and widely misconstrued taxon // Nova Hedwigia. 1984. Bd 39. P. 497—511.

Thunmark S. Zur Soziologie des Süsswasserplankton: Eine methodologisch-ökologische Studie // Folia Limnol. Scand. 1945. Bd 3. S. 1—66.

Vodenicharov D. G. Taxonomic diversity of algae in surface-water ecosystems and its role in biological monitoring // Proc. of the OECD programme on eutrophication // Progr. Wat. Technol. Int. Symp. Integr. Global Monit. State Bios. (Tashkent, 14—19 oct., 1985). Vol. 4. Geneva, 1986. P. 249—250.

Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd 26. P. 1—175.

Whitton B. A. River ecology. Oxford, 1975. 725 p.

Нижегородский государственный
университет им. Н. И. Лобачевского

Получено 13 X 1997

SUMMARY

The general regularities in change of phytoplankton species composition in rivers, inadjusted with dams are shown as well as waterexchange in the Middle Volga system in connection with specific features of algocoenoses in the rivers of different types. Ecological floristic and geographical characteristics of the algae found are described, possibilities of floristic analysis and characteristics of the main abiotic factors in water ecosystems examined are demonstrated.

УДК 581.821 : 582.734

© L. I. Lotova, A. C. Timonin

ANATOMY OF CORTEX AND SECONDARY PHLOEM OF *ROSACEAE*. 2. *SPIRAEOIDEAE* EXCEPT *SPIRAEEAE* AND *LYONOTHAMNEAE*

Л. И. ЛОТОВА, А. К. ТИМОНИН. АНАТОМИЯ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ КОРЫ *ROSACEAE*.
2. *SPIRAEOIDEAE* ЗА ИСКЛЮЧЕНИЕМ *SPIRAEEAE* И *LYONOTHAMNEAE*

The cortex is nearly uniform and quite typical of dicotyledonous cortex in all 8 species studied which represent 6 genera and 3 tribes of Takhtajan's subfamily *Spiraeoideae*. The first periderm arises in ihe inner cortex, pericycle, or even in the external phloem depending on a genus. Steles of various genera differ by the presenceor absence of pericycle, protophloem fibres, hard secondary phloem, simple/compound sieve plates, and by ray or phloem dilatation, respectively. The stele designs correlate neither with taxonomic position of a plant nor with its life form. Takhtajan's tribes *Gillenieae* and, perhaps, *Neillieae* may be heterogeneous. Deep origin of the first periderm seems to be the only common bark feature in *Spiraeoideae* subfamily.

The subfamily *Spiraeoideae* can be considered the most natural one among all the subfamilies of the *Rosaceae* (Kalkman, 1988). However, its classification significantly differs according to different authors (Focko, 1894; Schulze-Menz, 1964; Takhtajan, 1987; Kalkman, 1988). Therefore, comparative anatomy of the cortex and bark of spiraeoids would be taxonomically useful.

A. L. Takhtajan (1987) has recognized subfamily *Spiraeoideae* that includes 15 genera subordinated to 5 tribes: *Spiraeeae* (*Spiraea, Sibiraea, Petrophyton, Kelseya, Luetkea, Aruncus*), *Sorbareae* (*Sorbaria, Chamaebatiaria*), *Neillieae* (*Neillia, Stephanandra, Guamatela, Physocarpus*), *Gillenieae* (*Gillenia, Spiraeanthus*) and *Lyonothamneae* (*Lyonothamnus*). The present paper deals with the cortex and bark anatomy of 8 species from tribes *Sorbareae, Neillieae, Gillenieae*. That of tribe *Spiraeeae* members has been described elsewhere (Lotova, Timonin, 1998).

Materials and methods

Annual and perennial branches of shrubs and aerial shoots and rhizomes of herbs were investigated. The pieces of annual shoots and perennial bark of *Sorbaria pallasii* (G. Don f.) Pojark., *S. sorbifolia* (L.) A. Br., *Neillia thibetica* Bureau et Franch., *Stephanandra incisa* (Thunb.) Zbl., *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim., and *Gillenia trifoliata* (L.) Moench, were collected from living plants in the Botanical Garden of Lomonosov Moscow State University and fixed with 70 % (v/v) ethanol. Dried stem samples were received from Dr. P. Raven, Missouri Botanic Garden (*Stephanandra tanakae* Franch. et Sav.), from Dr. J. L. S. Keesing, Royal Botanic Gardens, Kew (both *S. incisa* (Thunb.) Zbl. and *S. tanakae* Franch. et Sav.), and from Dr. A. A. Butnik, Botanical Institute of Uzbek Academy of Sciences, Tashkent (*Spiraeanthus schrenkianus* Maxim.). The voucher plants of the latter species deposited in Lomonosov Moscow State University Herbarium (MW) were sampled as well. All the dried samples were softened with ethanol—water—glycerol (1 : 1 : 1) medium at 37 C for 3—7 days.

Transverse, tangential, and radial sections were treated with phloroglucinol-hydrochloric acid or 5 % alcoholic iodine and embedded in glycerol for light microscopy. All the measurements were taken directly from the sections with a calibrated ocular micrometer. Camera lucida drawings were prepared.

Results

Tribe *Sorbarieae*

Sorbaria pallasii (G. Don f.) Pojark., *S. sorbifolia* (L.) A. Br.

Tall deciduous undershrubs with long-lived (exceeding 7 years) skeletal axis bases.

Annual stem (fig. 1, *A*). Ordinary epidermis is a protective tissue of young annual stem (fig. 1, *A, E*) patchy pubescent with dense unicellular thick-walled subulate trichomes. Subepidermal lamellar collenchyma (fig. 1, *E, F*) is 2- to 3-layered and discontinuous under the stomata (fig. 1, *A*). Under the collenchyma there is 2—4-layered chlorenchyma with large intercellular spaces (fig. 1, *E, F*). Inner cortical tissue consists of 2—5 layers of parenchyma cells (fig. 1, *E*). Some of them contain calcium oxalate druses.

The innermost cortical cells give rise to the phellogen (fig. 1, *E*). Thereby the obvious 1-layered endodermis appears outside the developing periderm (fig. 1, *F*). Its mature cells have thickened unlignified walls (fig. 1, *D*). As the development of the periderm proceeds, the cortex, including the endodermis, dies and gradually sloughs off. By the end of the growing season the stem is protected with multilayered homogeneous slightly thick-walled phellem.

The phelloderm exceedingly proliferates to produce a homogeneous loosely packed parenchyma storing starch. Some of its inner cells harden entering the stereom ring while others, adjacent to the ring, deposit calcium oxalate rhombuses or prisms.

Under the phelloderm there is a stereom ring of alternate large clusters of protophloem fibres and hardened outer ray parenchyma (fig. 1, *A*). There are no other hard elements in annual phloem. The phloem is differentiated into very narrow nonconducting phloem and much wider conductive one. Soft phloem elements have unevenly thickened cell walls.

Sieve tube members are 10—14 μm wide and are associated each with single strand of companion cells; sieve plates are simple, oblique. They slightly obliterate in nonconducting phloem. Axial parenchyma is uniform. Near the stereom ring it very slightly dilates and stores starch. Both uni- and multiseriate rays contain starch in nonconducting phloem.

Perennial branch (fig. 1, *C*). The branch (fig. 1, *C*) is covered with multilayered large-scaly periderm which consists of uniform slightly flattened phellem cells (fig. 1, *B*). The phelloderm proliferates and stores starch; some of its cells adjacent to stereom contain calcium oxalate crystal. Some inner phelloderm cells harden to enter the stereom (fig. 1, *B*).

Previous circular stereom falls apart into separate massifs due to multiseriate ray dilatation (fig. 1, *C*). Nonconducting phloem surpasses over the conductive one (fig. 1, *C*) but the border between both is obscure. The conductive phloem consists only of soft elements (fig. 2, *B—E*). Sieve tube members are 12—18 μm wide and 290—295 μm long each associated with a strand of 4 to 5 companion cells; sieve plates are compound of (2)3—4(7) sieve areas (fig. 2, *B, D, E*) but simple plates do rarely occur as well. Axial parenchyma is homogeneous (fig. 2, *B—E*).

In nonconducting phloem, the sieve tubes die off and lose their shape (fig. 2, *A*). Axial parenchyma remains homogeneous and slightly dilates. Solitary and clustered sclereids and solitary phloem fibres appear in this zone (fig. 1, *C; 2, A*).

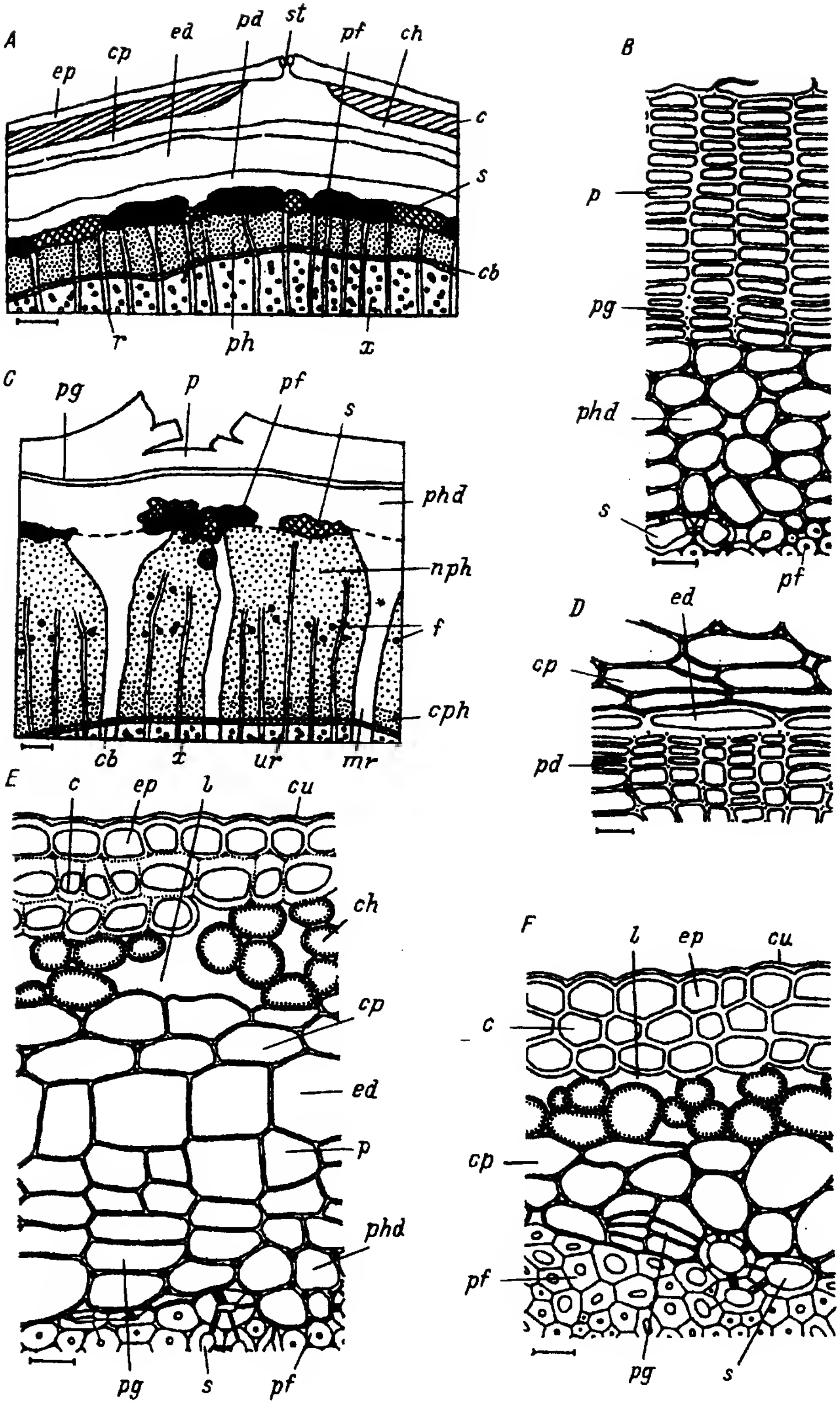
Uniseriate rays (fig. 2, *E*) 2—7 cells high usually disappear in nonconducting phloem. Multiseriate rays (fig. 2, *D*) 50—75 μm wide and 0.14—1.20 mm high tend to aggregate; some of them excessively dilate (fig. 1, *C*). All of the the rays are homogeneous (fig. 2, *B*).

Tribe *Neillieae*

Neillia thibetica Bureau et Franch.

Deciduous shrub with short-lived erect branch up to 2 m tall.

Annual stem (fig. 3, *A*). Ordinary epidermis is a protective tissue of young annual stem patchy pubescent with unicellular thick-walled subulate trichomes. Subepidermal angular


A
ep
cp
ed
pd
st
pf
ch
c
s
cb
r
ph
x
B
p
pg
phd
s
pf
C
pg
p
pf
s
phd
nph
f
cph
cb
x
ur
mr
D
ed
cp
pd
E
c
ep
l
cu
ch
cp
ed
p
phd
pg
s
pf
F
l
ep
cu
c
cp
pf
pg
s

collenchyma is 3—5-layered in stem ribs and only 1- to 2-layered at its faces and discontinuous under the stomata. Sometimes the collenchyma is even absent at faces being replaced with chlorenchyma (fig. 3, *A*). Beneath the collenchyma/chlorenchyma there is 2—4-layered cortical parenchyma. Some of its cells contain calcium oxalate druse.

Just under the cortex there are clustered protophloem fibres which constitute nearly continuous stereom ring 1—3 cells thick (fig. 3, *A*). The ring cleaves radially as the stem thickens.

Inner phloem consists of sieve tubes with companion cells and axial parenchyma. Sieve tube members are 7—12 μm wide each associated with single strand of 2 to 3 companion cells; sieve plates are simple, oblique. Axial parenchyma is uniform, storing starch. Uniseriate rays highly predominate over the biseriate rays.

The outer phloem contains more axial parenchyma than the inner one.

The phellogen originates in the outer phloem (fig. 3, *B*) very early, before the stem ceases to elongate. It produces periderm exceeding 20 cells wide by the end of the growing season. The phellem consists of alternated layers of highly flattened and unflattened cells. The latters cleave to shed the external phellem scales. The development of periderm causes the cortex and protophloem to fall off.

Perennial branch (fig. 3, *C*). The branch is covered with multilayered large-scaly periderm (fig. 3, *C*, *D*) similar to that of annual stem. Under the periderm there is secondary phloem (fig. 3, *C*).

Inner conductive phloem consists of soft elements with thickened cell walls, especially the tangential ones, where storage hemicellulose is deposited. Sieve tube members (fig. 3, *E*) are 12 to 13 μm wide and 160—170 μm long each associated with a strand of 3 to 4 companion cells; sieve plates are simple, transverse or oblique. Axial parenchima is homogeneous.

In nonconducting phloem, the sieve tubes die off and lose their shapes. There are abundant solitary or small-clustered sclereids (fig. 3, *C*, *D*) ranging from ordinary stone cells to fiber sclereids. Axial parenchyma consists mainly of the storage cells; scanty strands of 10—14 cells bearing calcium oxalate cube or rhombohedron develop in association with the sclereids.

Rays are homogeneous. Uniseriate rays 3—15 cells high; 2(3)-seriate ones 200—500 μm.

Stephanandra incisa (Thunb.) Zbl., *S. tanakae* Franch. et Sav.

Deciduous shrub 2—2.5 m tall with short-lived arching branches. They are very similar anatomically to *Neillia* branches.

Annual stem. Ordinary epidermis is a protective tissue of young annual stem patchy pubescent with unicellular thick-walled subulate trichomes. Subepidermal angular collenchyma is 3—5-layered in stem ribs and only 1- to 2-layered or absent at its faces. It is discontinuous under the stomata. There is the chlorenchyma inside the epidermis where the collenchyma is absent. Under the collenchyma there is 2—4-layered cortical parenchyma. Some of its cells contain calcium oxalate druse.

Just under the cortex there are clustered protophloem fibres which constitute nearly continuous stereom ring 1—3 cells thick. The ring cleaves radially as the stem thickens.

Phloem consists of sieve tubes with companion cells and axial parenchyma. Sieve tube members are 7—12 μm wide each associated with single strand of 2 to 3 companion cells; sieve plates are simple, oblique. Axial parenchyma is uniform, storing starch. Uniseriate rays highly predominate over the biseriate rays.

Fig. 1. *Sorbaria sorbifolia* stem and trunk, transverse sections.

A — annual stem, scheme; *B* — periderm in perennial branch; *C* — perennial branch, scheme; *D* — developing first periderm; *E* — the first phellogen origin; *F* — aged cortex. *c* — collenchyma, *cb* — cambium, *ch* — chlorenchyma, *cp* — cortical parenchyma, *cph* — conductive phloem, *cu* — cuticle, *ed* — endodermis, *ep* — epidermis, *f* — secondary phloem fibres, *l* — lacuna, *mr* — multiseriate ray, *nph* — nonconducting phloem, *p* — phellem, *pd* — periderm, *pf* — protophloem fibres, *pg* — phellogen, *ph* — phloem, *phd* — phelloderm, *r* — ray, *s* — sclereid, *st* — stoma, *ur* — uniseriate ray, *x* — xylem. Bar: *A*, *C* — 0.1 mm; *B*, *D*—*F* — 0.01 mm.

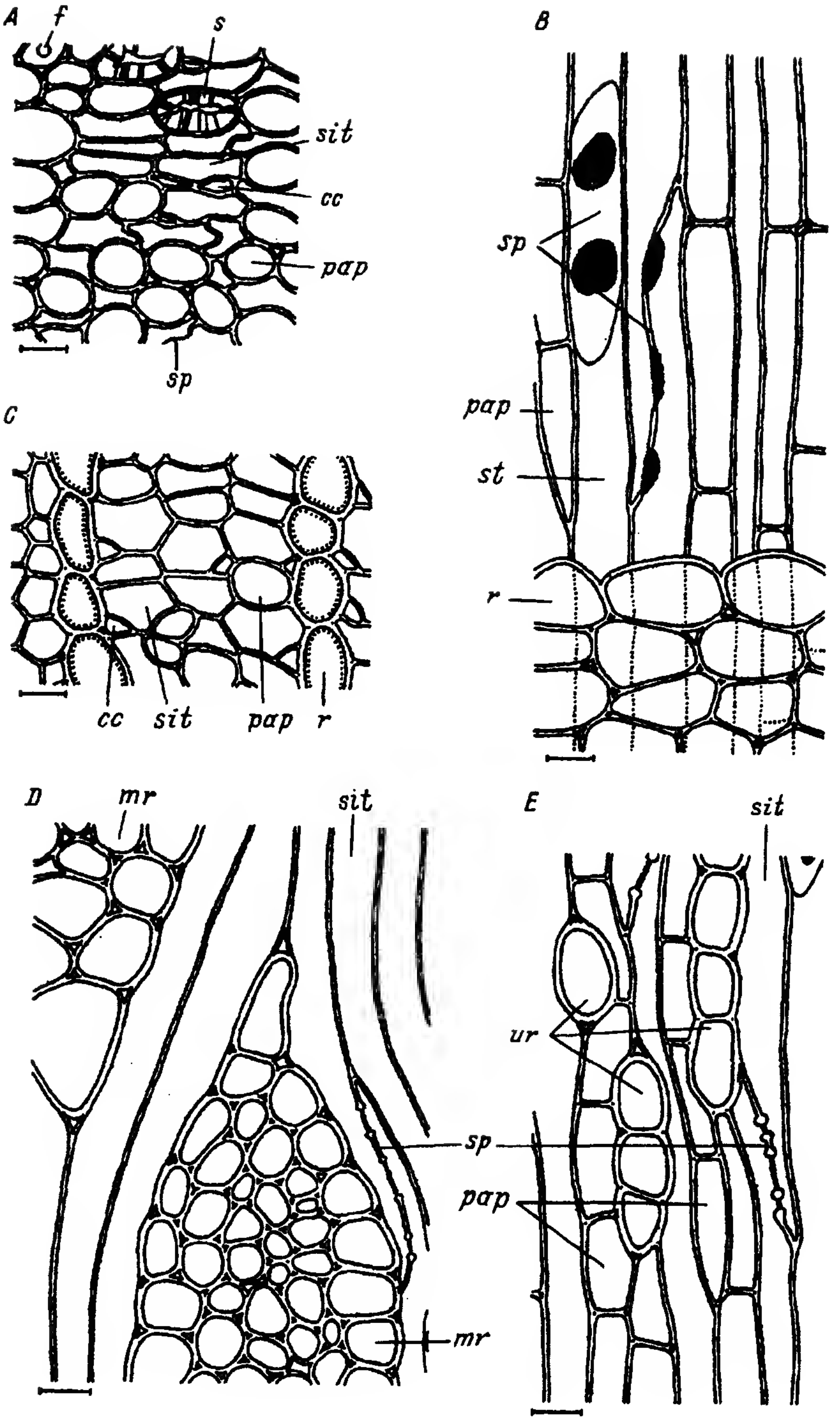


Fig. 2. *Sorbaria sorbifolia*, phloem in perennial branch.

A — nonconducting phloem, transverse section; *B* — conductive phloem, radial section; *C* — conductive phloem, transverse section; *D* — phloem, multiseriate ray, tangenuial section; *E* — phloem, uniseriate rays, tangential section. *cc* — companion cell, *pap* — phloem axial parenchyma, *sp* — sieve plate; *sit* — sieve tube. Other signes are the same as in the fig. 1. Bar — 0.01 mm.

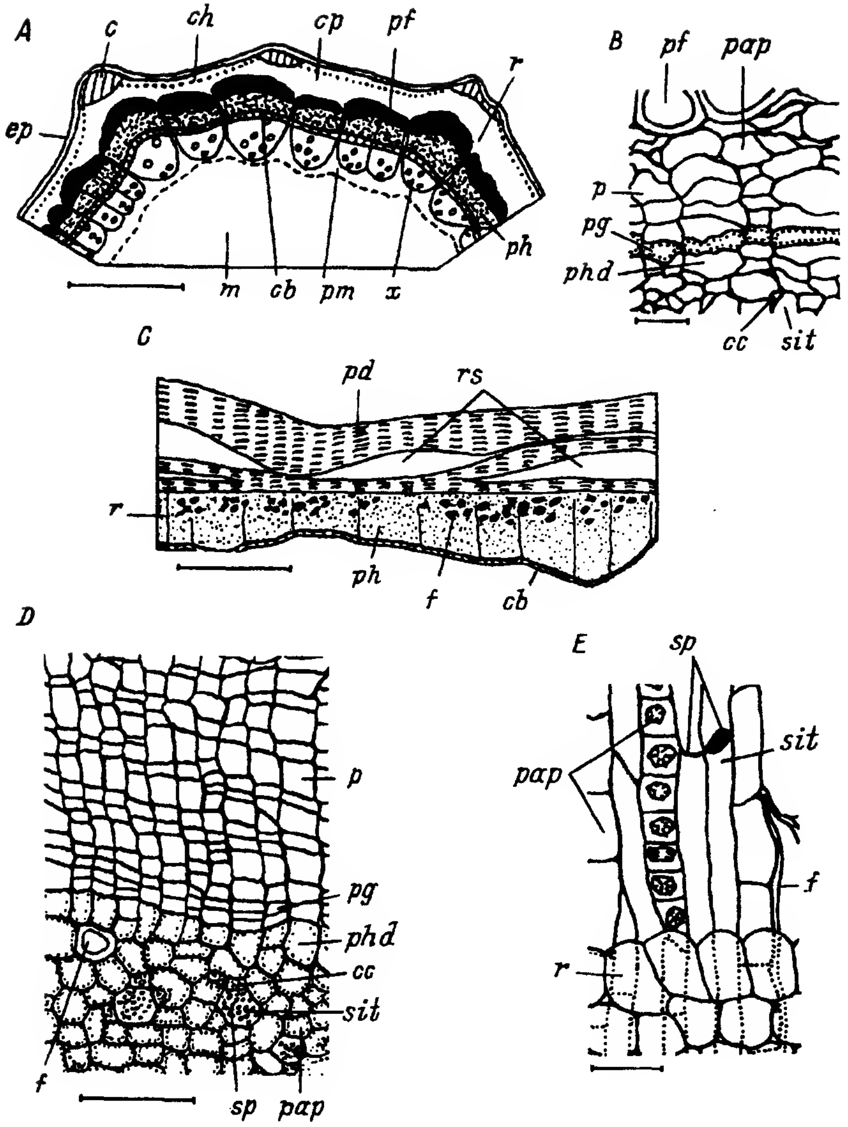


Fig. 3. *Neillia thibetica*.

A — young annual stem, transverse section; *B* — the first phellogen origin, transverse section; *C* — perennial branch, transverse section; *D* — periderm and phloem in perennial branch, transverse section; *E* — phloem in perennial branch, longitudinal section. *m* — medulla, *pm* — perimedullar zone, *rs* — «rhytidome» scale. Other signes are the same as in figs. 1, 2. Bar: *A*, *C* — 0.1 mm; *B*, *D*, *E* — 0.01 mm.

The phellogen originates in the outer phloem very early, before the stem ceases to elongate. It produces periderm about 20 cells wide by the end of the growing season. The phellem consists of alternated layers of highly flattened and unflattened cells. The latters burst to shed the external phellem scales. The development of periderm causes the cortex and protophloem to fall off.

Perennial branch. The branch is covered with multilayered large-scaly periderm similar to that of annual stem. Under the periderm there is secondary phloem.

The phloem is differentiated into inner conductive and outer nonconducting phloems.

The conductive phloem consists of soft elements with thickened cell walls, especially the tangential ones, where storage hemicellulose is deposited. Sieve tube members are 12 to

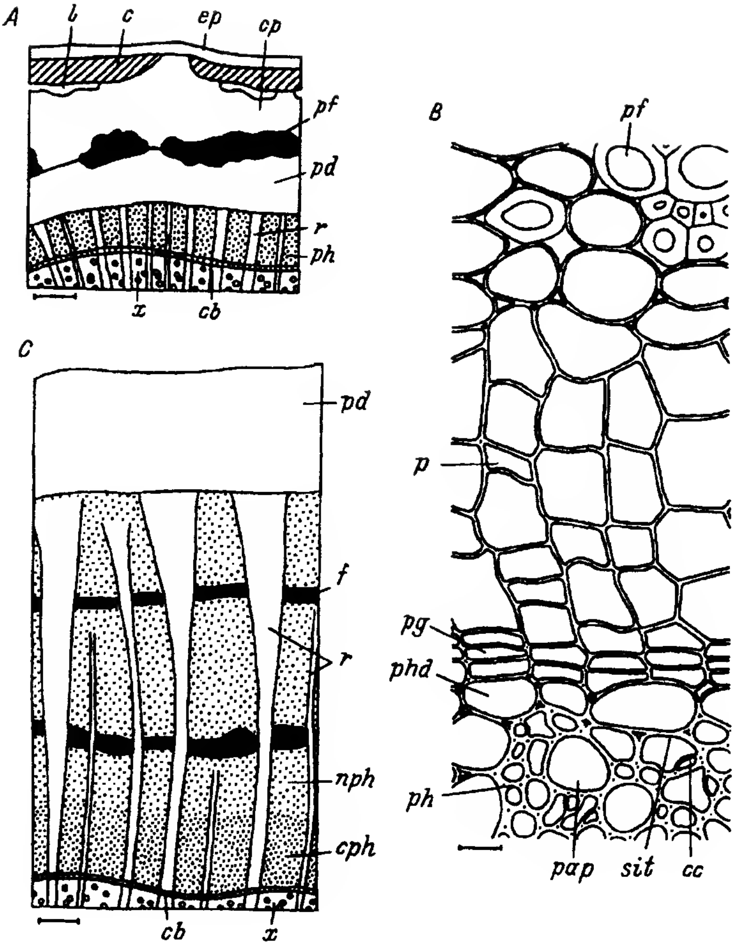


Fig. 4. *Physocarpus opulifolia*, branch transverse sections.

A — annual stem; *B* — periderm and phloem in annual stem; *C* — perennial branch. Other signes are the same as in figs. 1—3. Bar: *A*, *C* — 0.1 mm; *B* — 0.01 mm.

13 µm wide and 160—170 µm long each associated with the strand of 3 to 4 companion cells; sieve plates are simple, transverse or oblique. Axial parenchyma is homogeneous.

In nonconducting phloem, the sieve tubes die off and lose their shapes. There are abundant solitary or small-clustered sclereids in *S. incisa's* samples from the Botanical Garden of Lomonosov Moscow State University while none is seen in samples of *S. tanakae* as well as in *S. incisa* from the Royal Botanic Gardens, Kew. Axial parenchyma consists mainly of the storage cells; sometimes scanty cell strands associated with the sclereids bear one calcium oxalate cube or rhombohedron per cell.

Rays are homogeneous. Uniseriate ones are 3—12 cells in height while 2(3)-seriate rays range 230 to 470 µm high.

Physocarpus opulifolia (L.) Maxim.

Deciduous shrub with erect long-lived branches 2.5—3 m tall.

Annual stem (fig. 4, *A*). Ordinary epidermis is a protective tissue of young annual stem. Subepidermal lamellar collenchyma is 1—3-layered, interrupted under the stomata (fig. 4,

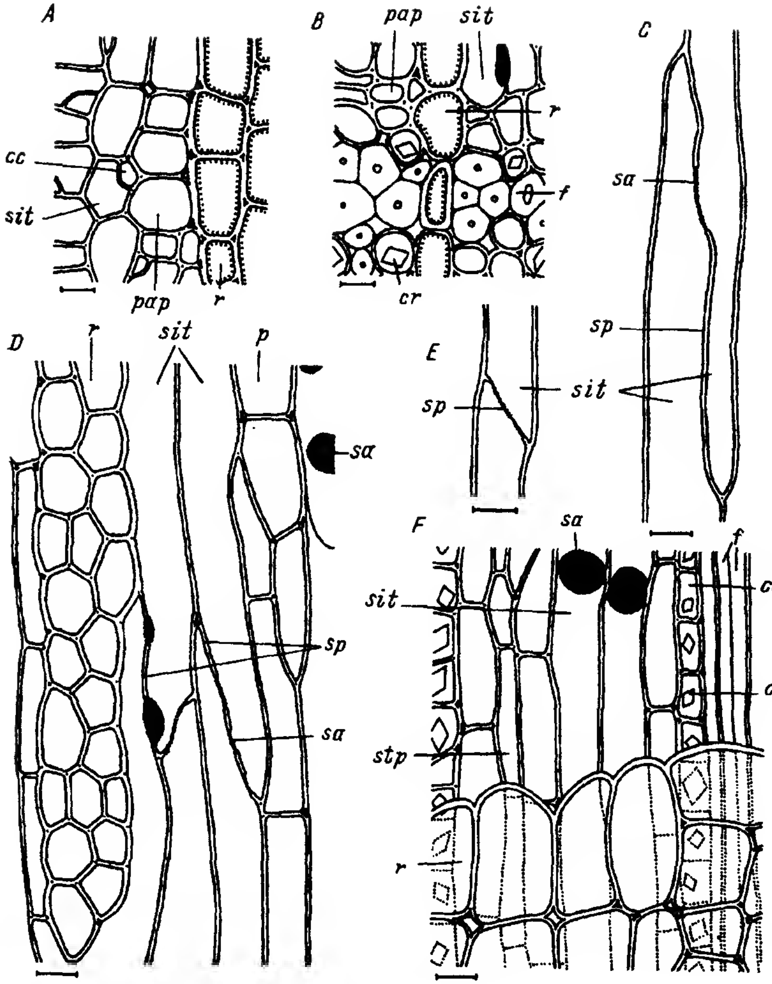


Fig. 5. *Physocarpus opulifolia*, phloem in perennial branch.

A — conductive phloem, transverse section; *B* — nonconducting phloem, transverse section; *C*, *E* — kinds of the simple sieve plates, longitudinal sections; *D* — phloem, tangential section; *F* — nonconducting phloem, radial section. *cr* — calcium oxalate crystal, *cbp* — crystal-bearing parenchyma, *sa* — sieve area, *stp* — storage parenchyma. Other signes are the same as in figs. 1—3. Bar — 0.01 mm.

A). It stores starch. Under the collenchyma there is 2—4-layered chlorenchyma with large intercellular spaces (fig. 4, *A*). Inner cortical tissue consists of 2—5 layers of parenchyma cells. Some of them contain calcium oxalate druse. The 1—3 innermost layers of cortical cells contain some starch and, perhaps, correspond to the endodermis.

The cortex is ephemeral. It dies off by the middle of the growing season and falls off by its end.

Under the cortex there is a ring of protophloem fibre clusters separated with the soft parenchyma of primary rays (fig. 4, *A*). There are no other hard elements in annual phloem (fig. 4, *B*). All the phloem is conductive. Axial phloem elements have unevenly thickened cell walls.

Sieve tubes are clustered; sieve tube members are 5—7 μm wide each associated with single strand of companion cells; sieve plates are simple, oblique. Axial parenchyma is uniform, storing abundant starch. Both uni- and 2- to 3-seriate rays occur.

The phellogen arises 1 to 2 cell layers inward the stereom ring. It produces multilayered phellem of uniform thin-walled cells (fig. 4, *B*). When cortex and stelar tissues outside the periderm are shed by the end of the growing season, the phellem protects the stem.

Perennial branch (fig. 4, *C*). Biennial branch is covered initially with thick multilayered periderm of uniform phellem cells. Nonconducting phloem appears in biennial branches. In nonconducting phloem, the sieve tubes slightly obliterate and secondary phloem fibres develop.

As the branch ages, subsequent periderms originate successively inwards to produce ring rhytidome which falls off every year up to the innermost periderm. Therefore, old branches are protected only by the sole thin periderm (fig. 4, *C*).

Secondary phloem differentiates into the conductive and nonconducting ones (fig. 4, *C*; 5), although the border between both is obscure. There are only soft elements in conductive phloem (fig. 5, *A*). Sieve tube members are 15—18 μm wide and 90—95 μm long each associated with a strand of 4 to 5 companion cells; simple sieve plates (fig. 5, *B—F*) prevail though the compound plates of 2(3) sieve areas occur as well (fig. 5, *D*). Some sieve plates are unusually long and bear a few or even sole sieve areas whose square is much less than that of the plate (fig. 5, *C*). Axial parenchyma is homogeneous.

In nonconducting phloem, the sieve tubes die off and lose their shapes; 2—5-celled tangential layers of phloem fibres appear (fig. 4, *C; 5, B*). Axial parenchyma consists of storage and crystalliferous cells which never occur in the same strand (fig. 5, *F*). The crystalliferous cells adjoin the fibres and contain calcium oxalate rhombohedron (fig. 5, *B, F*).

Rays are obscurely heterogeneous and lignified where they cross'the fibre rows (fig. 5, *B*). Uniseriate rays 5—15 cells high usually disappear in nonconducting phloem. 2—3-seriate rays (fig. 5, *D*) 245—560 μm high dilate slightly in the outer phloem (fig. 4, *C*).

Tribe *Gillenieae*

Gillenia trifoliata (L.) Moench

Perennial short-rhizomatous herb with erect annual shoots up to 1.3 m tall.

Aerial stem (fig. 6, *A*). Above-ground stem is protected with ordinary epidermis (fig. 6, *B*). Under this, there is 2- to 3-layered angular, angular-lamellar or lacunar-lamellar collenchyma and 7- to 8-layered inner parenchyma (fig. 6, *A*, *B*). The former is discontinuous under the stomata. The innermost cortical layer constitutes the endodermis of thin-walled prismatic or cubic cells. It is this endodermis that produces the phellogen at the base of aerial stem by the middle of growing season (fig. 6, *C*). The phellogen forms a weak periderm which very rarely protects the stem for the cortex usually remains.

The stem is eustelic (fig. 6, *A*). There is no pericycle, so collateral bundles immediately adjoin the endodermis or the periderm, respectively. Massive protophloem fibre caps develop in the bundles (fig. 6, *A, B*). Secondary phloem (fig. 6, *D*) consists of homogeneous axial parenchyma and sieve tube members 12—23 μm wide, each associated with a strand of companion cells; sieve plates are simple, transverse or oblique. All the soft phloem elements have unevenly thickened cell walls in which hemicellulose is deposited. Primary rays highly dilate and harden (fig. 6, *A, B*); secondary rays are barely distinguishable.

Rhizome (fig. 6, *E*). The rhizome is covered with the periderm. The homogeneous parenchyma of phellodermic origin is under the periderm. It adjoins internally the rhizome's eustele (fig. 6, *E*). There are no protophloem fibres in vascular bundles (fig. 6, *E*). Highly dilated ground parenchyma is a principal component of the phloem (fig. 6, *E*; 7, *A*). It stores starch. Sieve tubes (fig. 7, *A*) and scanty starch-free axial parenchyma are confined in very narrow protrusions of the cambium (fig. 6, *E*).

Sieve tube members with slightly oblique simple sieve plates (fig. 7, *B*) are 12—20 μm wide and 120—180 μm long and are associated each with a 1- or 2—3-celled strand of

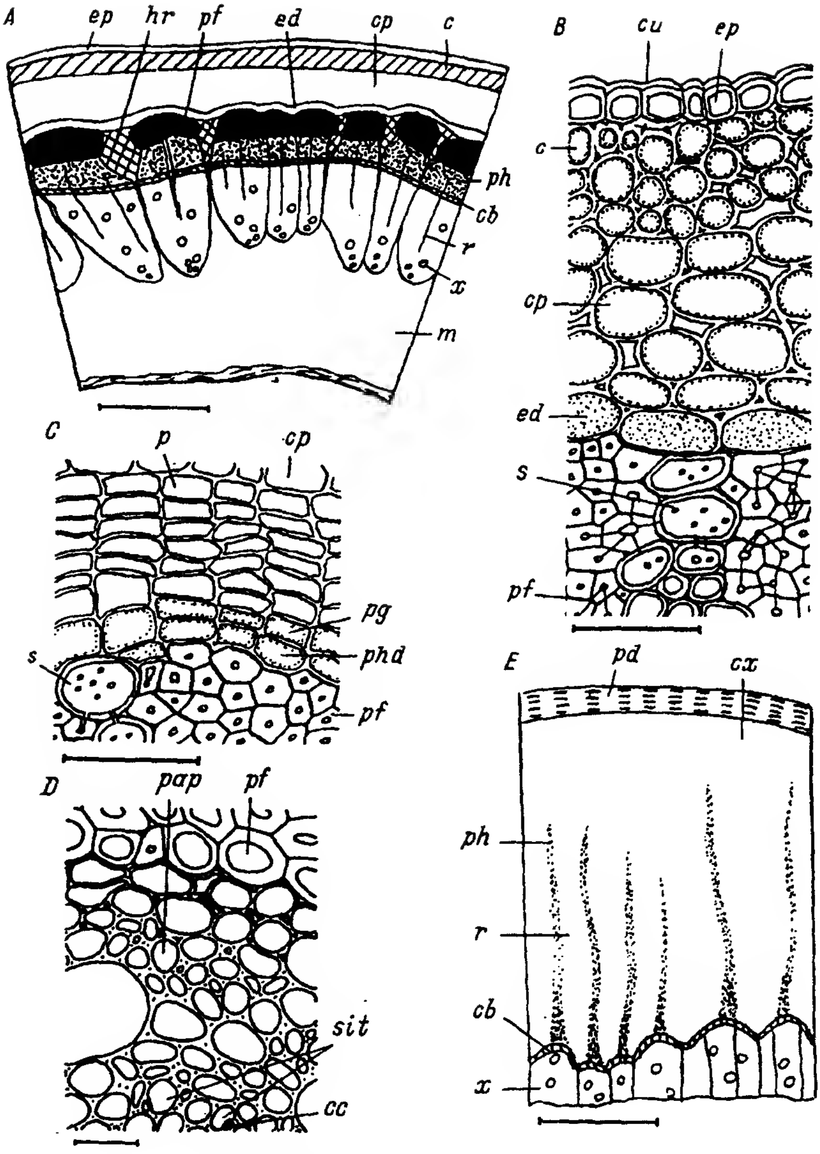


Fig. 6. *Gillenia trifoliata*, transverse sections.

A — aerial stem, scheme; *B* — cortex and stereom of aerial stem; *C* — periderm in aerial stem; *D* — phloem in aerial stem; *E* — rhizome. *cx* — phellodermic parenchyma, *hr* — hardened primary ray. Other signes are the same as in figs. 1—3. Bar: *A*, *E* — 0.1 mm; *B—D* — 0.01 mm.

companion cells. The storage parenchyma is so abundant that sieve tube clusters resemble sparse net in tangential sections and the secondary rays are indistinguishable.

Spiraeanthus schrenkianus Maxim.

Deciduous shrub with erect long-lived branches up to 2 m tall.

Annual stem (fig. 8, *A*). Ordinary epidermis with sparse unicellular thick-walled subulate trichomes is a protective tissue of young annual stem. Two- to three-layered subepidermal

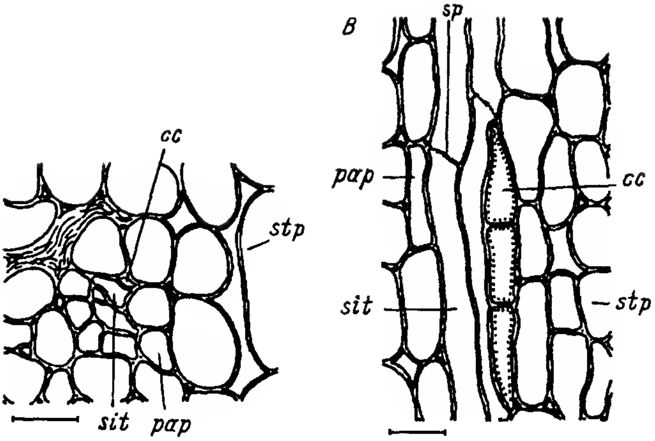


Fig. 7. *Gillenia trifoliata*, phloem in rhyzome.
A — transverse section; *B* — longitudinal section. Other signes are the same as in figs. 1, 2, 5. Bar — 0.01 mm.

collenchyma are poorly developed and discontinues under the stomata. Under the collenchyma, there is multilayered parenchyma with scattered large intercellular lacunas (fig. 8, *A*). Some of parenchyma cells contain light-brown contents.

The phellogen arises in inner cortical parenchyma (fig. 8, *B*) and produces up to 10 layers of uniform thin-walled phellem cells by the time the shoot ceases to elongate. Three to five layers of cortical parenchyma remain under the periderm (fig. 8, *A*).

The clustered protophloem fibres are widely separated with dilating primary rays. Marginal and inner cells of the rays harden almost to cambium. The resulted continuous band of stereom vaults the soft phloem (fig. 8, *A*). The latter consists of sieve tubes and axial parenchyma. The sieve tube members are 8—12 μm wide and 120—160 μm long; compound sieve plates of 3—5 sieve areas predominate though the simple ones do occur as well. The axial parenchyma is nearly uniform in inner phloem and differentiated into storage and crystalliferous strands in the outer one.

The primary rays are huge, multiseriate; the secondary rays are uniseriate (fig. 8, *A*).

Perennial branch (fig. 8, *C*). The branch is protected with the first periderm for about 3 to 4 years. Then, new periderms arise in secondary phloem successively inwards to form a ring rhytidome (fig. 8, *C*) inherent in the bases of aged branches. Its outer scales fall off successively.

New clusters of secondary phloem fibres develop under each new periderm in between multiseriate rays whose cells harden in a manner the primary rays do (fig. 8, *C, E*). Therefore, the vaulting stereom band separates the inner phloem from the bark scales (fig. 8, *C*).

Sieve tube members are 12—18 μm wide and 120—160 μm long, each associated with a strand of few companion cells (fig. 8, *D*). Almost all the sieve plates are compound of 3—5(9) sieve areas; simple sieve plates are very infreguent (fig. 8, *F*). Axial parenchyma is uniform near the cambium. It differentiates outwards into storage and crystalliferous parenchyma. The crystalliferous cells contain small polyhedron of calcium oxalate (fig. 8, *F*). Storage and crystalliferous cells never occur in the same strand.

Rays are homogeneous. Multiseriate rays are extremely high and wide: 0.2—0.6 mm in width and 0.5 to more than 2 mm in height. They dilate exceedingly outwards (fig. 8, *C*); their soft dilated parenchyma contains one large calcium oxalate crystal per cell. Uniseriate rays (fig. 8, *F*) are 3—7 cells in height.

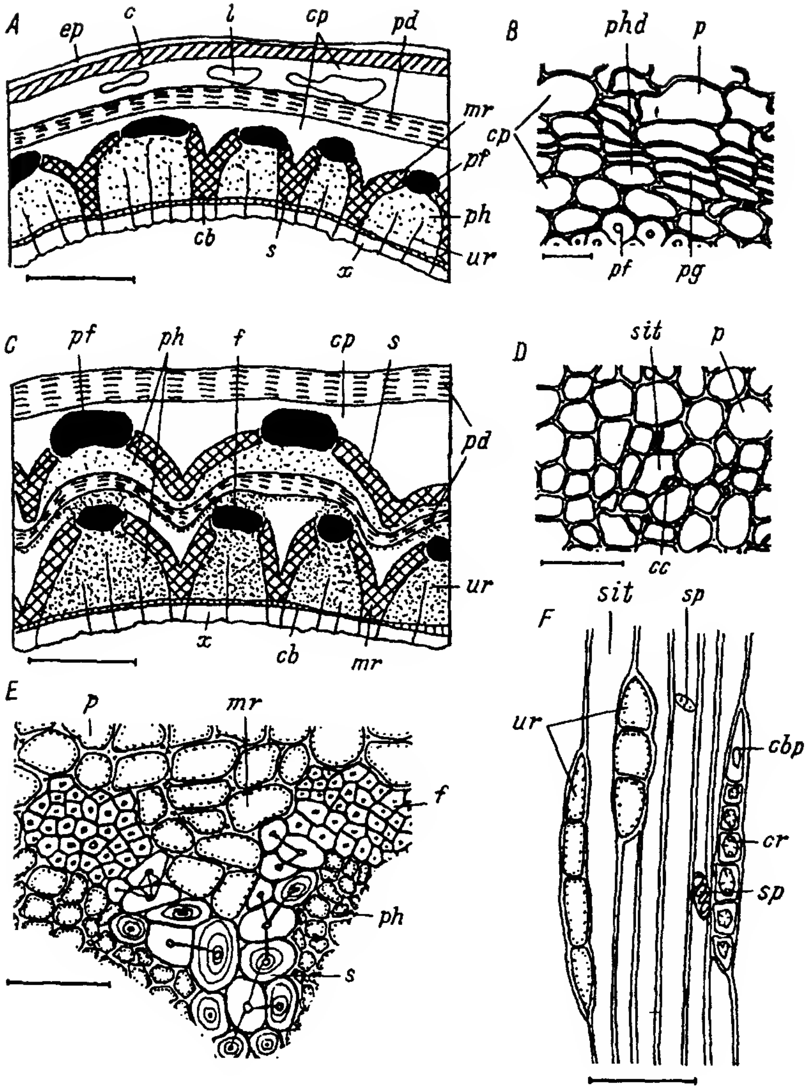


Fig. 8. *Spiraeanthus schrenkianus.*

A — annual stem, transverse section; *B* — the first phellogen origin; *C* — perennial branch, transverse section; *D* — phloem in perennial branch, transverse section; *E* — dilating multiseriate ray; *F* — phloem in perennial branch, tangential section. Other signes are the same as in figs. 1—3, 5. Bar: *A, C* — 0.1 mm; *B, D—F* — 0.01 mm.

Discussion

The present data and that published elsewhere (Lotova, Timonin, 1998) allow us to speculate about taxonomic significance of the cortex and bark anatomy in Takhtajan's *Spiraeoideae.*

The cortex proves to be the almost uniform structure in all but *Sibiraea* species investigated, both in shrubs and in herbs. It consists of collenchyma and parenchyma; the former is restricted only to stem ribs in some samples. In *Spiraea japonica*, the collenchyma lignifies by the middle of growing season, in other spiraeoids it remains soft. There are large intercellular spaces in cortical parenchyma and sometimes in collenchyma. The chlorenchyma is well developed in the majority of the species. Idioblasts with calcium oxalate druses are scattered within the cortical parenchyma. Additional 2—4-layered collenchyma differentiates in the inner cortex of aerial shoots of *Aruncus.*

The cortex of *Sibiraea* is significantly different as it merges with the leaf bases (see Lotova, Timonin, 1998 for more detail).

The cortex is rather ephemeral in all the species studied, especially in *Spiraea.* It is usually shed by the end of the first growing season because of periderm development. In *Physocarpus, Neillia,* and *Stephanandra,* both cortex and protophloem is shed as their first periderm arises in the outer secondary phloem.

Spiraea is unique among the spiraeoids as its endodermis has thickened cutinized external cell walls and functions as a provisional secondary protective tissue in between shedding of the cortex and exposing the periderm.

Parenchymatous pericycle develops only in *Spiraea* and *Aruncus.* In other spiraeoids studied the cortex immediately adjoins the protophloem.

Aerial annual stems of all the species have protophloem fibres, while the rhizomes of both *Aruncus* and *Gillenia* lack them.

Continuous ring of hard tissues arises by the middle of the growing season in all the species except *Spiraea alpina,* because ray cells harden between the protophloem clusters. The continuous stereom ring vaults in *Spiraeanthus.* The ring is shed by the end of the growing season in *Physocarpus, Neillia,* and *Stephanandra* because their first periderm develops in the external phloem.

The early secondary phloem consists only of soft elements in all the species studied.

When several genera of the same tribe were examined, it was always revealed the obvious hard phloem in perennial branches to be inherent in some genera and lacking in others. This partly correlates with both life form and taxonomic position of a plant under consideration. Fibres and/or sclereids develop mostly in plants with long-lived branches or branch bases (shrubs *Physocarpus, Sibiraea, Spiraeanthus*; undershrubs *Sorbaria,* respectively). But they develop in short-lived branches of *Stephanandra,* too. However, the environment does influence the development of stereom in some species. Thus, in *Stephanandra incisa,* abundant sclereids were revealed in bark samples collected in the Botanical Garden of Moscow University while there were none in the samples received from Royal Botanic Gardens, Kew. Neither herbs nor shrubs (except *Stephanandra*) with short-lived branches have hard secondary phloem.

Most species have simple sieve plates; the compound ones were noted in shrubs and undershrubs with long-lived branches (*Physocarpus, Spiraeanthus, Sorbaria*) and occasionally in shrubby *Spiraea.* Nevertheless, the length of sieve-tube members changes slightly in almost all the species investigated: 120—200 µm. Only in *Sorbaria* species, they extend to 300 µm. There is no correlation between the lengths of sieve tube members and sieve plate types. The *Physocarpus* is unique among the spiraeoids examined in clustered sieve tubes in perennial branches.

Axial parenchyma consists of storage and crystalliferous cells. The latters contain either single (*Aruncus, Neillia, Physocarpus, Spiraea alpina, Spiraeanthus, Stephanandra*) or grouped (shrubby *Spiraea* sp. sp.) calcium oxalate crystals or solitary crystal druses (*Aruncus, Sibiraea, Spiraea alpina*). The cells with solitary crystals adjoin the stereom or disperse within it.

Rays are usually homogeneous although obscurely heterogeneous rays were noted in *Spiraea japonica, S. salicifolia,* and *Physocarpus opulifolia.* Both primary and some secondary rays dilate in *Sibiraea altaënsis, Sorbaria* sp. sp., and *Spiraeanthus schrenkianus.* Extreme ray dilatation inheres in rhizomes of *Aruncus vulgaris* and *Gillenia trifoliata.* In *Physocarpus opulifolia* the ray cells adjacent to the secondary hard phloem harden. In *Sibiraea altaënsis* and *Spiraeanthus schrenkianus,* the fringing cells of giant multiseriate rays harden as well.

Phellem consists of uniform cells with evenly thin (majority of genera) or thickened external walls (*Spiraea*) or of alternate tangential rows of wide and narrow cells (*Neillia, Sibiraea, Stephanandra*). Phelloderm consists of 1—6 layers of parenchyma cells usually storing starch. The shelly rhytidome was noted in 3 genera. There is scaly rhytidome in *Aruncus vulgaris* rhizome and ring one in perennial branches of both *Spiraeanthus schrenkianus* and *Physocarpus opulifolia.* However, in *Physocarpus opulifolia*, the old perennial branch is protected with solitary thin periderm, because the ring rhytidome falls off every year up to the youngest periderm.

Our results conform those of W. Focko (1894) that the deep origin of the first phellogen (in the innermost cortex, pericycle or even in the outer phloem) is the only bark character shared by all the spiraeoids studied. Therefore, the deep origin of the first phellogen could be considered a distinguishing feature of the subfamily *Spiraeoideae.*

Our results partly disagree with Takhtajan's (1987) tribal classification of *Spiraeoideae* because both cortex and phloem structure vary in the most tribes.

Tribe *Spiraeeae* proves to be the most diverse and might be separated at least into two tribes, one for *Sibiraea* and the other for other genera (Lotova, Timonin, 1998). The latters vary, however.

Within the tribe *Gillenieae, Spiraeanthus* contrasts sharply with *Gillenia* because of the compound sieve plates and a quite peculiar pattern of hardened ray parenchyma. Therefore, it might be reasonable to divide the tribe *Gillenieae* into two tribes each containing but a one genus.

We suspect the tribe *Neillieae* should also be divided.

Neillia and *Stephanandra* are very similar to each other while *Physocarpus* differs in having, in the secondary phloem, the tangentially-rowed fibres associated with the crystal-liferous parenchyma, clustered sieve tubes, compound sieve plates, and ring rhytidome being shed every year.

Acknowledgments

We are grateful to Drs. P. Raven, J. L. S. Keesing, A. A. Butnik for providing us with the plant samples and to Dr. I. A. Gubanov for permission to sample some voucher specimens. The financial support from the Russian Foundation for Basic Researches is also appreciated.

LITERATURE CITED

Focko W. O. Rosaceae // Engler A., Prantl K. A. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. T. 3. Abt. 3. S. 1—61.

Kalkman C. The phylogeny of the *Rosaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 98. N 1. P. 37—59.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae.* 1. *Spiraeoideae — Spiraeeae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998. Vol. 83. N 8. P. 16—27.

Schulze-Menz G. K. Rosaceae // Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. 13. Aufl. Berlin, 1964. Bd 2. S. 209—218.

Takhtajan A. Systema magnoliophytorum. Leningrad, 1987. 439 p.

Lomonosov Moscow State University

Received 20 X 1997

РЕЗЮМЕ

У всех 8 исследованных видов, представляющих 6 родов из 3 признаваемых А. Л. Тахтаджяном (1987) триб подсемейства *Spiraeoideae*, первичная кора устроена практически одинаково и вполне типично для двудольных. Первая перидерма возникает у разных представителей во внутренней первичной коре, перицикле или даже во внешней флоэме. Разные роды различаются по наличию перицикла, протофлоэмных волокон, твердого луба, простых или сложных ситовидных пластинок и характеру дилатации (лучевая или диффузная). Эти признаки не коррелируют ни с таксономическим положением растений, ни с их жизненными формами. Возможно, что трибы *Gillenieae* и *Neillieae* сборные. Единственным общим для всех *Spiraeoideae* признаком является глубокое заложение первого феллогена.

УДК 581.44 : 582.949.1

© Е. В. Байкова

ИССЛЕДОВАНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ И АРХИТЕКТУРНЫХ МОДЕЛЕЙ В РОДЕ *SALVIA* (*LAMIACEAE*)

E. V. BAIKOVA. LIFE-FORMS AND ARCHITECTURAL MODELS IN THE GENUS *SALVIA* (*LAMIACEAE*)

Рассмотрены особенности роста побеговой системы представителей рода *Salvia*, относящихся к различным жизненным формам. Структурные и ритмологические признаки осевых систем проанализированы с точки зрения концепции «архитектурных моделей» (Hallé, Oldeman, 1970). Показано, что осевая система всех исследованных видов шалфея имеет в основе единую базовую архитектурную модель, представляющую собой непрерывную последовательность морфологически равноценных модулей, нарастающих один за другим симподиально. Становление различных жизненных форм связано с адаптивными изменениями структуры и ритмов роста модулей этой модели в конкретных условиях среды.

Жизненная форма — ключевое понятие в биоморфологии. В классическом определении И. Г. Серебрякова (1962) оно обозначает общий облик (габитус) группы растений, обусловленный своеобразием системы их надземных и подземных вегетативных органов, возникающих в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Однако осевые системы растений, их структура и формирование в онтогенезе изучаются не только в рамках классической биоморфологии, но и составляют основной объект более поздней концепции архитектурных моделей (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978). Появление нового метода морфологических исследований и широкий международный интерес к нему сделали актуальным вопрос о соотношении понятий «жизненная форма» и «архитектурная модель». Эта проблема обсуждалась как на теоретическом уровне (Серебрякова, 1977, 1981, 1987; Борисова, 1991), так и на примере конкретных родов и видов (Захарова, 1993; Трофимова, 1994; Kusnetzova, Notov, 1995). Было показано, что архитектурные модели, выражающие генетически обусловленные закономерности роста, являются структурной основой различных биоморф. Жизненная форма — результат реализации той или иной архитектурной модели в конкретных условиях среды.

Интерес к данной проблеме обусловил наши структурно-биоморфологические исследования рода *Salvia* L. Это самый крупный род в сем. *Lamiaceae*. По данным «A dictionary of the flowering plants and ferns, by I. C. Willis» (Airy Shaw, 1980), он насчитывает до 700 видов. В одной из последних систематических обработок для него указано 900 (1100) видов (Li Xi-wen, Hedge, 1994).

Таксономическая структура рода отличается сложностью. Это в сочетании с большим объемом и почти космополитным распространением затрудняет систематическую обработку рода в целом. Его монографическую ревизию в мировом масштабе впервые выполнил G. Bentham (1833) в «Labiatarum genera et species», где описано 14 секций рода *Salvia*. Более поздний обзор J. Briquet (1895) имеет в своей основе систему Bentham, усовершенствованную и дополненную с учетом более поздних обработок. Видовое разнообразие рода шалфей в различных частях его ареала исследовано авторами многочисленных региональных сводок (Bunge, 1873; Kudo, 1929; Stibal, 1934, 1936; Epling, 1939; Победимова, 1954; Hedge, 1972, 1974; Li Xi-wen, Hedge, 1994).

Однако современной системы рода в мировом масштабе пока не существует, поэтому в своих морфологических построениях мы придерживались классификации Bentham (1833).

Ареал рода *Salvia* чрезвычайно широк, охватывает тропические, субтропические и умеренные области Старого и Нового Света. Разнообразие условий обитания определяет широкий спектр жизненных форм в роде. Большинство видов — многолетние травы (в бессезонных условиях тропического леса или в сезонном климате субтропиков и умеренной зоны), реже полукустарники или кустарники. Число однолетних и двулетних видов шалфея невелико.

Цель наших исследований — биоморфологический анализ рода *Salvia* — обусловила основные задачи: анализ структуры и ритмов роста осевых систем; выявление разнообразия жизненных форм и основных направлений их эволюции.

Материал и методика

Исследования проводили в лаборатории интродукции декоративных растений Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН с 1988 по 1995 г. В интродукционном эксперименте изучены следующие 36 видов рода *Salvia* из 9 секций, представляющие его биоморфологическое разнообразие.

Секция 1. *Salvia: S. officinalis* L., *S. taraxacifolia* Coss. ex Hooker f.

Секция 2. *Drymosphace: S. forskahlei* L., *S. glutinosa* L., *S. przewalskii* Maxim.

Секция 3. *Horminum: S. viridis* L.

Секция 4. *Aethiopis: S. aethiopis* L., *S. argentea* L., *S. sclarea* L.

Секция 5. *Plethiosphace: S. pratensis* L., *S. haematodes* L., *S. transsylvanica* (Schur ex Griseb.) Schur, *S. virgata* Jacq., *S. dumetorum* Andrz., *S. stepposa* Shost., *S. nemorosa* L., *S. deserta* Schang., *S. moldavica* Klok., *S. cadmica* Jacq., *S. hierosolymitana* Boiss., *S. amplexicaulis* Lam., *S. nutans* L., *S. austriaca* Jacq., *S. jurisicii* Kosanin, *S. verbenaca* L., *S. viscosa* Jacq.

Секция 6. *Calosphace: S. coccinea* Etlinger, *S. splendens* Sellow ex Roem. et Schult., *S. tiliaefolia* Vahl., *S. hispanica* L., *S. patens* Cav., *S. farinacea* Bentham.

Секция 7. *Heterosphace: S. stenophylla* Burch. ex Bentham.

Секция 8. *Hemisphace: S. verticillata* L., *S. amasiaca* Freyn et Sint.

Секция 9. *Hymenosphace: S. canariensis* L.

Все виды выращивали в открытом грунте при рассадной культуре и грунтовом посеве весной. Параллельно проводили наблюдения в условиях защищенного грунта над 7 модельными видами: *S. coccinea, S. splendens, S. hispanica, S. tiliaefolia, S. farinacea, S. viridis* и *S. verbenaca*. Наблюдения охватывали все возрастные состояния растений в онтогенезе.

С целью расширения представлений о биоморфологическом разнообразии рода *Salvia*, его распространении и природных местообитаниях были изучены гербарные сборы, хранящиеся в ЦСБС СО РАН и Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Биоморфологический анализ проводили в два последовательных этапа: 1) изучение структуры осевой системы, 2) исследование образованных на ее основе жизненных форм и выявление основных направлений морфологической эволюции побеговых систем при адаптации к различным условиям среды.

Осевая система всех видов шалфея состоит из скелетной вегетативной части и короткоживущей генеративной, представленной соцветиями. Традиционно анализ жизненных форм основывался лишь на структуре вегетативной части побеговой системы. Однако в последние годы некоторые морфологи высказывают мнение о целесообразности исследования генеративных структур в рамках биоморфологического анализа (Хохряков, 1994). В результате адаптаций, приводящих к образованию новых жизненных форм, изменяются под влиянием условий среды не только вегетативные осевые структуры, но и соцветия. Такой подход определил наше параллельное исследование вегетативной и генеративной частей побеговой системы в связи с анализом жизненных форм.

Структура вегетативной части побеговой системы исследовалась нами на основе понятийного аппарата концепции архитектурных моделей (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978). Выбор метода обусловлен необходимостью работы не только с травянистыми растениями умеренных широт, для которых была предложена классификация моделей побегообразования Т. И. Серебряковой (1977), но и с тропическими шалфеями, в том числе и с полудревесными. Одно из базовых понятий в концепции архитектурных моделей — модуль. Он определяется как структурная единица осевой системы, представляющая результат деятельности одной меристемы с момента ее возникновения до перехода в генеративное состояние (Prévost, 1967).

Результаты и их обсуждение

Нами было установлено, что скелетная система каждого из исследованных видов шалфея представляет собой последовательность морфологически равноценных модулей, нарастающих один за другим симподиально. F. Hallé и R. Oldeman (1970) относят такую архитектурную модель к группе полностью модулярных. Первый модуль представлен вегетативной частью главного побега. После генеративной дифференциации его апекса нарастание осевой системы осуществляется за счет аксиллярных меристем, образующих оси замещения (модули следующего порядка). Модуль и закрывающее его соцветие составляют в совокупности архитектурную единицу (Barthélémy, 1991), которая является у всех исследованных шалфеев моноаксиальной.

Генеративные осевые системы различных видов шалфея также организованы по модульному принципу в широком смысле и отличаются по степени сложности. Модуль соцветия, или флоральная единица (Кузнецова, 1992), у всех исследованных видов представлен тирсом с сильно укороченными боковыми осями. Слагающие его цимоиды — варианты дихазия, у которого одна из боковых осей 3-го и следующих порядков обычно не развивается. Процессы редукции цимоидов выражаются не только в сокращении осей, но и в уменьшении числа цветков. Фиксированное число цветков в дихазии, равное 3, очевидно, является эволюционно продвинутым состоянием данного признака.

На основе описанной выше архитектурной модели в различных условиях среды образуются разнообразные биоморфы. Их формирование связано с изменениями структуры и ритмов роста модулей базовой модели. Этот процесс рассмотрен на примере конкретных видов рода *Salvia* и их жизненных форм. Нами выделено 7 биоморфологических групп (см. рисунок). Основные критерии распределения видов по группам следующие: поликарпичность или монокарпичность растения, наличие или отсутствие розеточных побегов, длительность розеточной фазы в онтогенезе и в малом жизненном цикле побега, моноцикличность или полицикличность побегов, степень развития специализированной репродуктивной осевой системы (соцветия) и ее соотношение с вегетативной осевой системой.

Примитивные шалфеи, очевидно, были многолетними и достаточно пластичными по продолжительности жизни побега и растений в целом, характеризовались эндогенным ритмом роста побегов, склонностью к непрерывному и длительному нарастанию, открытыми почками, мезоморфным строением листьев (Каламбет, 1981, 1987). В соответствии с классификацией C. Raunkiaer (1934) их следует отнести к жизненной форме травянистого нанофанерофита. Среди современных шалфеев эта биоморфа широко представлена в крупнейшей по числу видов секции *Calosphace*, распространенной в тропиках и субтропиках Америки (первая группа, см. рисунок, *1*). Для нее характерен круглогодичный ритмичный рост, открытые почки. Степень одревеснения побегов сильно изменчива, одни и те же виды могут развиваться и как травянистые растения, и как кустарники или полукустарники. Продолжительность жизни многих видов также весьма лабильна. Некоторые шалфеи из секции *Calosphace* можно отнести к группе длительноживущих однолетников. Этим термином Т. В. Шулькина (1983) обозначила растения, вегетирующие около одного календарного года в условиях бессезонного тропического климата. Такой тип развития, по ее мнению, характерен для многих видов, обитающих во влажных тропических лесах Африки и Южной Америки. Резкой границы между длительноживущими однолетниками и травянистыми многолетними тропическими шалфеями не существует.

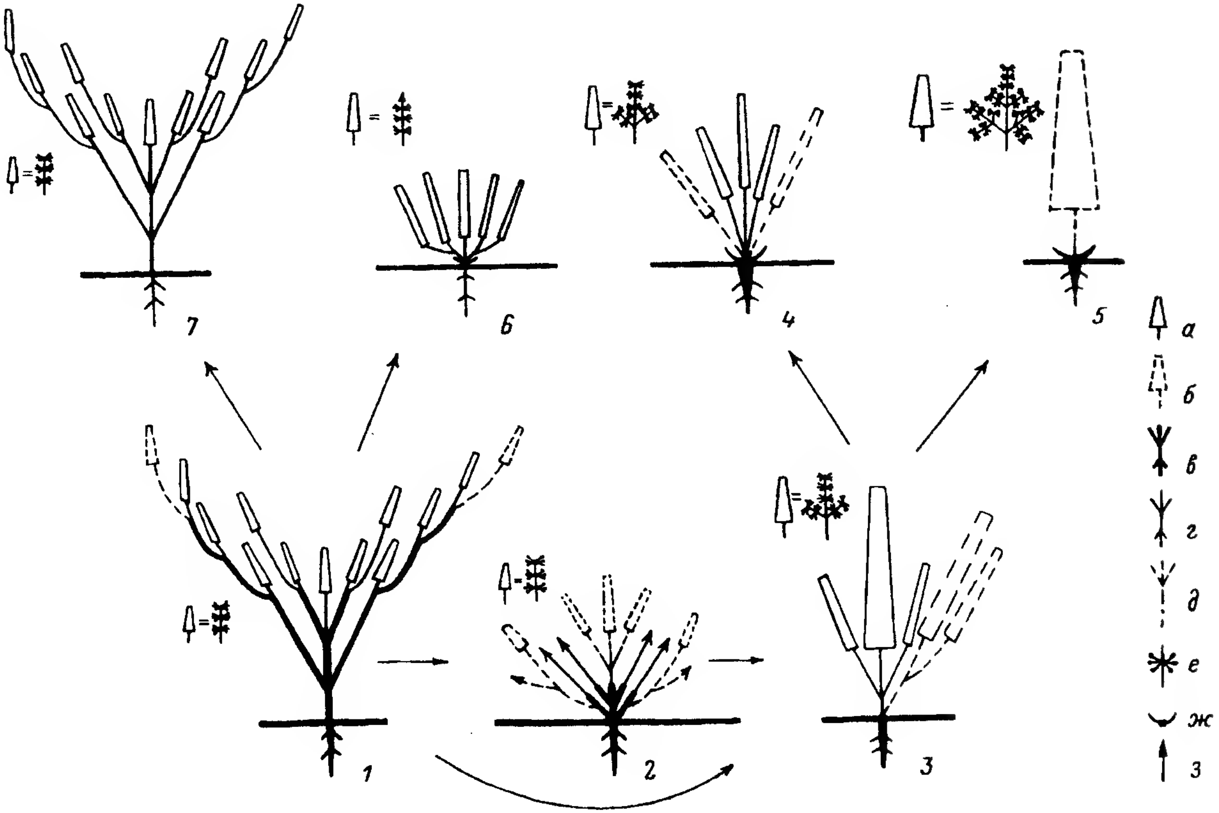


Схема основных направлений эволюции жизненных форм в роде *Salvia*.

1 — травянистые фанерофиты; *2* — хамефиты; *3, 4* — гемикриптофиты, поликарпики; *5* — гемикриптофиты, двулетние монокарпики; *6, 7* — терофиты. *а* — соцветие первого года; *б* — соцветие второго года; *в* — оси 1-го года, зимующие; *г* — оси 1-го года, не зимующие; *д* — оси 2-го года; *е* — пара цимоидов; *ж* — розеточная базальная зона; *з* — вегетативно нарастающие оси.

Особенности роста, определяющие структуру скелетной осевой системы, были исследованы нами на примере 4 видов из этой секции: *S. coccinea, S. splendens, S. hispanica* и *S. tiliaefolia.* Это травянистые растения, не имеющие сезонного периода покоя; их скелетная осевая система расположена исключительно в надземной среде. В открытом грунте в условиях Новосибирска они не зимуют, т. е. развиваются как однолетники. Однако в оранжереях первые 3 вида вегетируют непрерывно в течение 3—4 лет, лишь *S. tiliaefolia* в защищенном грунте полностью проходит большой жизненный цикл за 8—9 мес. По данным C. Epling (1939), последний вид и в естественных условиях развивается как однолетник, что дает основания отнести его к отдельной биоморфологической группе (см. рисунок, *7*).

Архитектурная модель этих видов обнаруживает сходство с трехмерной, полностью модулярной моделью Leeuwenberg по классификации Hallé и Oldeman (1970). Все побеги моноциклические. Таким образом, каждый модуль в этой системе образуется за один период видимого роста, т. е. соответствует единице морфогенеза (l'unité de morphogenèse, термин F. Hallé, R. Martin, 1968). Характерно интенсивное ветвление главного побега. В условиях достаточного бокового освещения (у отдельно стоящих растений) наиболее быстрым ростом характеризуются базальные боковые побеги 2-го порядка (базитонное ветвление). При боковом затенении в загущенных посадках ветвление главного побега акротонное или мезотонное. В дальнейшем преобладает постгенеративное возобновление побегов, происходящее из почек верхних метамеров модуля, расположенных под соцветием. Интенсивность ветвления побегов 2-го и последующих порядков ослабевает.

Нарастание побеговой системы в условиях интродукции интенсивное: в открытом грунте Новосибирска за один вегетационный сезон образуются модули 5—7 порядков. Симподиальный тип нарастания обеспечивает раннее наступление плодоношения и высокую плодовитость.

Структура соцветия шалфеев этой группы предельно проста и соответствует флоральной единице, т. е. простому тирсу. Зато число соцветий на каждом растении чрезвычайно велико. В открытом грунте в условиях Новосибирска, где период цветения этих видов относительно непродолжителен (около 4 мес), образуется до 300 соцветий на растениях *S. tiliaefolia*, до 200 соцветий у *S. hispanica*, до 20 соцветий у *S. coccinea* и *S. splendens.* В оранжерее, где цветение длится до 8 мес в году, у *S. coccinea* образуется до 70 соцветий за одну волну цветения. При этом на одном и том же растении можно наблюдать одновременно репродуктивные структуры на самых разных этапах развития: от генеративной дифференциации меристемы до плодоношения. Такой континуум цветения характерен для большинства растений тропических лесов (Cremers, 1986) и связан с длительностью нарастания осевой системы в условиях бессезонного климата.

В условиях сезонного климата в роде *Salvia* возникли новые жизненные формы хамефитов и гемикриптофитов. В Древнем Средиземье их становление было связано с зарождением и развитием древнесредиземноморской флоры в конце миоцена—начале плиоцена, после исчезновения моря Тетис (Попов, 1963).

В относительно влажных горных местообитаниях сохранились формы, давшие начало биоморфе полукустарника (Каламбет, 1987). Согласно классификации Раункиера, эти растения имеют жизненную форму полукустарниковых хамефитов. Их структурные особенности исследовались нами на примере *S. officinalis* (секция *Salvia*, вторая группа, см. рисунок, *2*). Побеговая система в этом случае развивается на той же модулярной структурной основе, что и у тропических шалфеев, но характерно замедление ее нарастания и усиление развития боковых побегов. В отличие от предковой биоморфы моноцикличность побегов сменяется дицикличностью и полицикличностью. Таким образом, развитие каждого модуля происходит за несколько периодов роста, прерываемых сезонным покоем, т. е. модуль состоит из нескольких единиц морфогенеза. Наряду с замедлением роста отдельного модуля наблюдается сокращение длины междоузлий, однако розеточных побегов не образуется. Генеративная дифференциация апекса осей любого порядка происходит не ранее 2-го года малого жизненного цикла. Структура соцветий такая же, как и в предыдущей группе, однако ясно выражена сезонная приуроченность цветения. Таким образом, при формировании хамефитов наиболее существенные изменения затронули не структуру осевой системы, а ритмы роста осей.

В аридных условиях шло формирование шалфеев с полурозеточными побегами. Параллельно с сокращением базальных междоузлий происходила активизация развития пазушных почек базальных метамеров, что привело к формированию зоны кущения (у терофитов) или возобновления (у гемикриптофитов). Этот процесс, очевидно, связан с интенсивной инсоляцией на начальных этапах морфогенеза, что, по мнению Л. В. Моисеевой (1980, цит. по: Каламбет, 1987), уменьшает апикальное доминирование и ускоряет отрастание боковых побегов из почек. Смещение возобновления в базальную зону придает такой осевой системе сходство с модулярной архитектурной моделью Tomlinson, близкой к модели Leeuwenberg.

Древнее Средиземье считается основным центром формирования терофитов (Невский, 1937; Проскоряков, 1950; Попов, 1963, и др.). В предгорных районах Средиземноморской области в условиях теплого субтропического климата и интенсивного освещения сформировался *S. viridis* (секция *Horminum*, шестая группа, см. рисунок, *б*) — настоящий терофит, однолетник неэфемероидного типа (Каламбет, 1983). Становление осевой системы этого вида обусловлено ускорением развития и соматической редукцией модулей предкового травянистого фанерофита, что выражается в более ранней префлоральной дифференциации апекса в онтогенезе, укорочении базальных междоузлий и образовании розетки, сокращении числа метамеров отдельного модуля (см. рисунок, *б*). Высокий уровень инсоляции привел не только к формированию розеточности, но и к активизации нарастания осевой системы посредством базитонного ветвления. В базальных узлах побегов различного порядка часто образуются придаточные корни, что дает дополнительное минеральное питание. Интенсивный рост побеговой системы и длительный период вегетирования обеспечивают образование большого числа соцветий на растении (до 40) и высокую семенную продуктивность. Соцветие, как и у травянистых фанерофитов, представлено монотирсом. Однако для *S. viridis* характерен вторичный переход апекса в вегетативное состояние. После типичных генеративных метамеров в верхней части тирса образуются вегетативные: цимоиды в них не формируются, а брактеи разрастаются и приобретают яркую синюю или розовую окраску. Исходя из опытов Ж. Бернье с соавт. (1985), этот феномен можно объяснить возобновлением ростовой активности после летнего периода покоя в условиях короткого дня.

В равнинно-степных областях умеренной зоны вследствие приобретения способности рано погружаться в почву и формирования каудекса образуются травянистые многолетники сезонного климата — гемикриптофиты. Становление гемикриптофитов происходило параллельно в различных филогенетических группах рода. Эта биоморфологическая трансформация позволила представителям рода освоить местообитания с длительным периодом засухи или низких зимних температур. Основной формообразующей тенденцией стала редукция скелетной части побеговой системы, связанная с размещением почек возобновления в верхнем слое почвы.

Жизненная форма большинства шалфеев-гемикриптофитов, по классификации Серебрякова (1962), — стержнекорневые травянистые поликарпики; несколько видов — двулетние монокарпики. Для всех исследованных гемикриптофитов характерна более или менее длительная розеточная фаза развития главного побега, что можно рассматривать как проявление редукционных тенденций в развитии их вегетативной осевой системы. В соответствии с описанными Т. И. Серебряковой (1977) моделями побегообразования травянистых многолетников сезонного климата осевые системы всех исследованных нами шалфеев-гемикриптофитов по структурным особенностям относятся к первой модели — полурозеточной симподиальной. Таким образом, скелетная система, представленная у гемикриптофитов многолетними основаниями побегов возобновления (системой резидов по терминологии Е. Л. Нухимовского, 1971), формируется, как и у других биоморф шалфеев, по типу симподиально нарастающей модулярной модели. В этом случае модуль соответствует резиду. Его развитие происходит обыкновенно за 2 вегетационных сезона, включая период покоя; такой модуль состоит из 2 единиц морфогенеза. Только в случае моноцикличности главного побега, иногда наблюдаемой у шалфеев-гемикриптофитов при интродукции, первый модуль представлен единственной единицей морфогенеза.

Ростовые процессы шалфеев-гемикриптофитов характеризуются четко выраженной сезонной периодичностью. Главный побег у них обыкновенно дициклический, боковые — моноциклические. В условиях интродукции ускорение онтогенеза приводит к моноцикличности главного побега у 5—7 % растений *S. pratensis* и до 15 % растений *S. verbenaca* на делянке. В отдельные годы наблюдалось цветение на 1-м году жизни единичных экземпляров *S. austriaca* и *S. hierosolymitana*, однако плоды в этом случае не вызревали.

Шалфеи-гемикриптофиты отнесены нами к нескольким биоморфологическим группам. Третью группу (см. рисунок, *3*) составляют наименее специализированные поликарпические гемикриптофиты: *S. nemorosa, S. deserta, S. stepposa, S. moldavica, S. hierosolymitana, S. cadmica, S. amplexicaulis, S. jurisicii* из секции *Plethiosphace; S. glutinosa* из секции *Drymosphace; S. verticillata* и *S. amasiaca* из секции *Hemisphace; S. stenophylla* из секции *Heterosphace*. Розеточность осей у этих видов выражена лишь на ранних этапах онтогенеза. Со 2-й половины виргинильного периода (а у многих из них — значительно раньше) формируются только удлиненные междоузлия главного побега. У боковых побегов возобновления укорочены междоузлия лишь 2—4 базальных метамеров. У большинства видов третьей группы в них развиваются нормальные листья, у *S. glutinosa* — только чешуевидные. Это сборная в таксономическом и филогенетическом отношении группа; виды, ее составляющие, различны по происхождению и степени соматической редукции. Становление осевой системы видов этой группы основывается на преобразовании побеговой системы полукустарниковых хамефитов или непосредственно травянистых фанерофитов. В первом случае формируется система одревесневающих в основании осей; почки возобновления расположены не только в верхнем слое почвы, но и над ее поверхностью; развитие модулей длительное, что связано с поздней генеративной дифференциацией меристемы в онтогенезе. Такие биоморфологические особенности характерны для *S. glutinosa*. Следствием второго пути является осевая система видов из секции *Hemisphace* — *S. verticillata* и *S. amasiaca*. Для нее характерен быстрый переход главного побега к репродуктивному развитию, с чем связано небольшое число метамеров, составляющих модуль. Одревеснение побегов не наблюдается. Розеточная фаза в малом жизненном цикле главного побега *S. glutinosa, S. verticillata* и *S. amasiaca* очень непродолжительна (всего несколько суток), что сближает эти виды с предковыми биоморфами. Виды группы, принадлежащие к секции *Plethiosphace*, более продвинуты по пути соматической редукции, розеточная фаза развития их главных побегов продолжается до взрослого вегетативного состояния.

Параллельно с редукцией скелетной части осевой системы у шалфеев-гемикриптофитов наблюдается структурное усложнение соцветий и пространственное обособление цветоносной системы. Это проявляется в формировании синфлоресценции, т. е. цветоносной осевой системы, развивающейся за один сезон из почки возобновления и отмирающей после окончания плодоношения (Troll, 1964). У шалфеев третьей группы ясно выражен период растяжения междоузлий за счет интенсивной деятельности интеркалярных меристем, предшествующий генеративной дифференциации апекса главной, а впоследствии и боковых осей. Синфлоресценции этих видов в результате несут по нескольку соцветий (главное соцветие и соцветия паракладиев), каждое из которых развивается из отдельной генеративной меристемы. Это сближает синфлоресценцию шалфеев третьей группы с осевой системой предковой биоморфы — полукустарника. Соцветия представлены обычно дитирсом, реже монотирсом; флоральные единицы длительно нарастающие, с многочисленными цимоидами. Листья непосредственно в соцветиях редуцированы до брактей, однако на главной оси синфлоресценции, в зонах торможения и обогащения они имеют нормально развитые пластинки. Отмирание отдельных соцветий после окончания их цветения и плодоношения наступает раньше полной гибели синфлоресценции. Последняя отмирает лишь после полного окончания плодоношения всех соцветий. Однако в условиях Новосибирска лишь у некоторых видов третьей группы в наиболее благоприятные годы цветение и плодоношение полностью завершается к концу вегетативного периода. Поэтому полное отмирание синфлоресценции шалфеев третьей группы в наших условиях обычно наблюдается лишь после осенних заморозков.

Шалфеи четвертой биоморфологической группы (см. рисунок, *4*) из секции *Plethiosphace* (*S. pratensis, S. haematodes, S. verbenaca, S. nutans, S. austriaca*) структурно близки к видам этой секции из третьей группы и отделились от них в связи с процессом дальнейшей соматической редукции и эфемеризации жизненного цикла. Их побеги остаются розеточными до перехода в генеративную фазу развития. Для них характерно более раннее и менее продолжительное цветение, раннее окончание плодоношения и отмирание синфлоресценций. Но наиболее существенной особенностью генеративных осевых систем в этой группе является упрощение их структуры, связанное с ранним началом репродуктивной дифференциации апекса (в розеточной фазе развития побега часто до наступления периода зимнего покоя). В связи с этим растяжение осей синфлоресценции у шалфеев четвертой группы в отличие от видов третьей группы начинается после формирования зачатков репродуктивных структур. Каждая синфлоресценция развивается как единое брактеозное соцветие. Зона обогащения в этом случае редуцирована: число паракладиев меньше, чем у шалфеев третьей группы. Вследствие отсутствия фазы вегетативного роста главной оси синфлоресценции процесс редукции затрагивает и зону торможения. Редукцию зон торможения и обогащения W. Troll (1964) рассматривал как одну из основных тенденций в структурной эволюции синфлоресценции представителей различных семейств цветковых растений, связанную с эфемеризацией их жизненного цикла. Сходные структурные преобразования соцветий — разграничение вегетативной и генеративной частей побега, преобразование боковых генеративных побегов в паракладии, редукция паракладиев и боковых осей — описал А. Л. Буданцев (1992) для рода *Nepeta* (*Lamiaceae*).

Таким образом, осевая система шалфеев четвертой группы четко структурно дифференцирована на многолетнюю вегетативную часть, сокращенную до системы розеточных побегов, и однолетнюю генеративную, представленную несколькими синфлоресценциями в форме брактеозных соцветий — дитирсов. Флоральная единица отличается от таковой у шалфеев предыдущей группы более ранним прекращением нарастания главной оси и, соответственно, меньшим количеством цимоидов. Стратегия этой группы, сформировавшейся в аридных условиях степей, — эфемеризация малого жизненного цикла, раннее начало цветения, скороплодность, окончание цветения и плодоношения до наступления засушливого периода.

S. forskahlei и *S. przewalskii* из секции *Drymosphace* занимают промежуточное положение между третьей и четвертой группами. Их побеги остаются розеточными длительное время, розетка сохраняется в течение всего большого жизненного цикла, как и у шалфеев четвертой группы. Однако малый жизненный цикл этих видов не подвергся столь значительной эфемеризации. Генеративная дифференциация меристемы начинается у них весной, в год цветения, как и у шалфеев третьей группы. С этим связано более позднее, чем у видов четвертой группы, начало цветения, а длительно нарастающие оси соцветия определяют бóльшую его продолжительность. Вероятно, предки *S. forskahlei* и *S. przewalskii* по структуре осевой системы относились к морфологическому типу третьей группы. Формирование мезофильного *S. forskahlei*, очевидно, связано с лесными местообитаниями.

Иная жизненная стратегия привела к формированию видов пятой группы (см. рисунок, *5*) — двулетних монокарпических трав из секции *Aethiopis*: *S. aethiopis, S. argentea* и *S. sclarea*. Их предки, вероятно, имели биоморфу, близкую к таковой у современных видов третьей группы. Становление этой биоморфологической группы связано с преобразованием осевой системы по пути редукции вегетативной сферы в сочетании с усложнением структуры соцветий и их специализацией. Соматическую редукцию, сопряженную с развитием и обособлением соцветий, М. Г. Попов (1954) считал основной эволюционно-морфологической тенденцией в ксерофильной линии эволюции морфологических типов, характерной для многих семейств цветковых растений.

Для видов пятой группы характерно дальнейшее замедление развития модуля, с чем связано большое число образующих его метамеров и позднее наступление генеративного состояния в онтогенезе (лишь на 2-м году). Розеточность побега ярко выражена и сохраняется до перехода в генеративное состояние. Функция возобновления ослаблена: пазушные почки базальной зоны остаются в покое и в дальнейшем отмирают. Длительность развития вегетативной сферы и ослабление функции возобновления связаны с монокарпичностью этих видов.

Усложнение осевой системы соцветий шалфеев пятой группы выражается в многократном силлептическом ветвлении синфлоресценций: образуются паракладии трех-четырех порядков. Число синфлоресценций на растении обычно не превышает 3, часто зацветает лишь главный побег. Стратегия группы — накопление резерва пластических веществ во время длительного виргинильного периода и формирование немногочисленных, но сложных по структуре соцветий. Этим обеспечивается высокая семенная продуктивность единственного плодоношения.

Одной из основных задач биоморфологического анализа является познание структурного механизма выработки однолетности в пределах конкретных таксонов. Изучение рода *Salvia* показало, что среди составляюших его видов преобладают поликарпические растения. Число однолетников в роде невелико, они принадлежат к различным секциям и, очевидно, сформировались независимо в различных группах. Становление однолетности в роде шалфей началось еще в рамках биоморфы травянистого фанерофита. Оно связано с пластичностью продолжительности их жизненного цикла и проявляется в формировании длительноживущих однолетников. Сокращение жизненного цикла травянистых фанерофитов при переходе из дождевых тропических лесов в более суровые местообитания в горном поясе с перепадами влажности и температур привело к возникновению однолетности. Структура и ритмы роста осевой системы в этом случае близки к травянистым фанерофитам (см. рисунок, *7, 1*).

Образование настоящих однолетников, обусловленное ускорением развития предковых форм на ранних этапах онтогенеза, происходило независимо в нескольких филогенетических ветвях рода. Результатом параллельной эволюции стало формирование настоящих терофитов: мадреанских *S. carduacea* и *S. columbariae* (секции *Echinosphace* и *Pycnosphace*); восточноазиатского *S. plebeja* R. Br. (секция *Notiosphace*); североафриканских *S. algeriensis* и *S. mouretii* (секция *Plethiosphace*); древнесредиземноморского *S. viridis* s. l. (секция *Horminum*).

Формирование осевой системы исследованного нами *S. viridis* (см. рисунок, *6*) происходило на структурной основе травянистого фанерофита. Морфологический механизм этих преобразований — ускорение развития и редукция модулей, становление розеточности, смещение ветвления в базальную зону и образование зоны кущения. Два последних модуса преобразований сходны с таковыми при формировании шалфеев-гемикриптофитов (вместо зоны кущения у них образуется зона возобновления). Однако противоположные тенденции изменения ритма развития модуля отражают коренное отличие представителей этих биоморф. Оно обусловлено различием их жизненных стратегий: для гемикриптофитов характерно переживание неблагоприятных условий, а для терофитов — «убегание» от них.

Выводы

1. Скелетная осевая система исследованных видов шалфея является результатом реализации единой архитектурной модели, нарастающей симподиально, полностью модулярной. На ее основе в различных условиях среды образуются разнообразные биоморфы. Этот процесс обусловлен изменениями структуры и ритмов роста модулей базовой архитектурной модели.

2. При адаптации шалфеев к условиям сезонного климата и формировании биоморф хамефитов и гемикриптофитов имело место замедление развития модулей, а у послед-

них — и их соматическая редукция, следствием чего стало формирование розеточности побегов.

3. Основной тенденцией эволюционных преобразований цветоносных осевых систем в роде *Salvia* стало их пространственное обособление и специализация. Это привело к усложнению структуры соцветий, уменьшению их числа и формированию синфлоресценций у гемикриптофитов.

4. Формирование однолетности в роде шалфей началось еще в рамках биоморфы травянистых фанерофитов и обусловлено пластичностью продолжительности их жизненного цикла. Образование терофитов происходило независимо в нескольких филогенетических ветвях рода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. Т. 2. Переход к репродуктивному развитию. М., 1985. 317 с.

Борисова И. В. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1360—1367.

Буданцев А. Л. Морфологические преобразования соцветий у видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 79—84.

Захарова И. П. Модели побегообразования и жизненные формы некоторых горечавок (*Gentiana* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 2. С. 74—82.

Каламбет Е. С. О периодичности роста побегов у некоторых видов рода *Salvia* L. семейства *Labiatae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 1. С. 74—87.

Каламбет Е. С. Морфогенез и жизненный цикл шалфея зеленого (*Salvia viridis* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 3. С. 76—88.

Каламбет Е. С. Сравнительный морфогенез видов рода шалфей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 16 с.

Кузнецова Т. В. О комплиментарных подходах в морфологии соцветий // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 7—24.

Невский С. А. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. Вып. 4. М.; Л., 1937. С. 199—346.

Нухимовский Е. Л. Осевая и побеговая системы семенных растений // Изв. ТСХА. М., 1971. Вып. 1. С. 54—66.

Победимова Е. Г. *Salvia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 21. С. 244—363.

Попов М. Г. Система покрытосеменных растений в связи с проблемой их эволюции // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 6. С. 867—881.

Попов М. Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 136 с.

Проскоряков Е. И. О происхождении однолетних эфемеров // Тр. Узбек. гос. ун-та. Нов. сер. Самарканд, 1950. Вып. 43. С. 71—88.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 377 с.

Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112—128.

Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161—179.

Серебрякова Т. И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. М., 1987. С. 3—19.

Трофимова И. В. Архитектурные модели и биоморфы некоторых видов р. *Viburnum* L. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки: Межвуз. сб. науч. тр. М., 1994. С. 44—45.

Хохряков А. П. Биоморфология репродуктивных органов растений // Там же, 1994. С. 45—46.

Шулькина Т. В. Биоморфологический анализ семейства *Campanulaceae* Juss. s. str.: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1983. 39 с.

Airy Shaw H. K. A dictionary of the flowering plants and ferns, by I. C. Willis, 8ed. Cambridge, 1980. 1245 p.

Barthélémy D. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants // Acta Biotheor. 1991. Vol. 39. P. 309—323.

Bentham G. *Salvia* L. // Labiatarum genera et species. Fasc. 3. London, 1833. P. 190—312.

Briquet J. *Salvia* L. // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 4, 3b. Leipzig, 1895. S. 270—286.

Bunge A. Labiatae persicae // Mem. Acad. Sci. Petersb. 1873. Ser. 7. Vol. 21, I. P. 40—53.

Cremers G. Architecture végétative et structure inflorescentielle de quelques *Melastomaceae* guianaises // Trav. Doc. O. R. S. T. O. M. 1986. N 199. P. 1—248.

Epling C. A revision of *Salvia,* subgenus *Calosphace* // Fedde Rep. Beich., 1939. Bd 110. P. 1—383.

Hallé F., Martin L. Etude de la croissance rhythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiacées. Crotonoidées) // Adansonia. 1968. Vol. 8. Fasc. 4. P. 475—503.

Hallé F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, 1970. 178 p.

Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin, 1978. 441 p.

Hedge I. C. Salvia L. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 188—192.

Hedge I. C. A revision of *Salvia* in Africa including Madagascar and the Canary Islands // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1974. Vol. 33. N 1. P. 1—121.

Kudo Y. Labiatarum sino-japonicarum prodromus // Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Univ., 1929. Vol. 2. N 2. P. 37—332.

Kusnetzova T., Notov A. A. Architectural models in *Alchemillinae* (*Rosaceae, Rosoideae*) and their taxonomic implication // The evolution of plant architecture: abstracts. London, 1995. P. 20—21.

Li Xi-wen, Hedge I. C. Salvia L. // Flora of China. Beijing, 1994. Vol. 17. P. 195—222.

Prévost M.-F. Architecture de quelques Apocynacées ligneuses // Mem. Soc. Bot. Fr. 1967. Vol. 114. P. 23—36.

Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.

Stibal E. Plantae Sinenses a dr. H. Smith annis 1921—1922 et 1924 lectae. XXX *Labiatae Salvia* L. (Nebst Revision der chineschen und ostbirmanischen Arten der Gattung) // Acta Horti Gotoburgensis, 1934. Bd 9. S. 101—145.

Stibal E. Revision der indischen und tibetanischen Arten der Gattung *Salvia* L. // Fedde. Rep. Sp. Nov. 1936. Bd 39. S. 173—186.

Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena, 1964. 615 p.

Центральный сибирский ботанический сад
Новосибирск

Получено 24 IV 1996

SUMMARY

The structure and growth rhythm of axial systems of 36 species in the genus *Salvia* L. (*Lamiaceae*) have been investigated according to the concepts of life-forms and architectural models. It has been established that the species attributed to different life-forms can be related to the same basic architectural models. This model has spatial modular sympodial structure. The diversity of life-forms is formed on the base of this model. Changes in structure and developmental rhythms of modules of basic model occurred as an adaptation to the environmental conditions.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.29(470.23)

© Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА. 3. ВЛИЯНИЕ ГОРОДСКИХ УСЛОВИЙ И ЛИХЕНОИНДИКАЦИЯ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

N. V. MALYSHEVA. LICHENS OF ST. PETERSBURG.
3. THE INFLUENCE OF TOWN ENVIRONMENT AND LICHEN INDICATION
OF ATMOSPHERIC POLLUTION

Рассмотрено влияние городских условий на лишайники на примере г. С.-Петербурга. Приводится лихеноиндикационная карта атмосферного загрязнения города, построенная на основе подсчета «индекса чистоты атмосферы». Выделено 5 изотоксических зон: сильного, значительного, среднего, умеренного и слабого загрязнения. Отмечаются особенности их распределения, связанные со своеобразием исторического развития города.

Влияние городских условий на лишайники известно уже более века. Именно на чувствительности лишайников к атмосферному загрязнению основано широкое использование их в лихеноиндикации. Данной проблеме по нашим подсчетам посвящено более трех тысяч публикаций. Среди крупных городов, в которых за последнее время изучались лишайники, можно отметить Москву (Бязров, 1992, 1994), Львов (Кучерявый и др., 1990), Харьков (Байрак, 1988), Гданьск (Faltynowicz et al., 1991), Лондон (Hawksworth, McManus, 1989), Мадрид (Crespo, Bueno, 1982), Нью-Йорк (Delindick, 1994), Париж (Letrouit-Galinou et al., 1992), Прагу (Liska, Vězda, 1990) и др.

Цель данной работы — изучение влияния городских условий на лишайники г. С.-Петербурга и составление лихеноиндикационной карты атмосферных загрязнений города.

Материал и методика

Территория города площадью 606 км^2 была разбита на квадраты размером 1 × 1 км, внутри которых тщательно обследовались различные субстраты: кора деревьев, фундаменты зданий, почва, гниющая древесина, железобетонные конструкции и т. п. Сбор лишайников проводили в 1990—1995 гг. Собрано и определено 6520 образцов лишайников. При изучении влияния городских условий на лишайники анализировались особенности видового состава, спектр жизненных форм, морфологические изменения, экологические группы по отношению к субстрату, динамика спектра географических элементов, изменение встречаемости видов по сравнению с прошлым, химический анализ образцов (содержание тяжелых металлов определяли методом рентгенфлуоресцентного анализа, концентрацию радионуклидов в талломах лишайников — методом Y-спектрометрии). На основе «индекса чистоты атмосферы» («index of atmospheric purity», далее сокращенно IAP) была составлена лихеноиндикационная карта атмосферных загрязнений С.-Петербурга. Данный индекс наиболее широко применяется в лихеноиндикации. Рассчитывается он по формуле (DeSloover, LeBlanc, 1968; LeBlanc, DeSloover, 1970)

$$\mathrm{IAP} = \frac{Q_i \cdot f_i}{10},$$

где Q_i — экологический индекс определенного вида (или индекс токсифобности, т. е. количество видов, сопутствующих данному виду на всех площадках описания в гомогенном по степени загрязненности местообитании); f_i — пятибалльный комбинированный показатель покрытия—встречаемости (1 — вид встречается очень редко и с очень низким покрытием, 2 — редко или с низким покрытием, 3 — редко и со средним покрытием и на некоторых стволах, 4 — часто или с высоким покрытием на некоторых стволах, 5 — очень часто и с очень высоким покрытием на большинстве стволов). Чем больше показатель Q, тем полеофобнее данный вид; чем выше показатель *IAP*, тем чище воздух местообитания.

Результаты и их обсуждение

Влияние городских условий на лишайники С.-Петербурга отмечалось в литературе уже в первые десятилетия XX в. Это относится к замечанию В. Н. Любименко (1919 : 15) о чувствительности *Cetraria islandica* (L.) Ach. к атмосферному загрязнению: «...под Петроградом он [исландский мох], например, встречается не ближе чем в 20—30 верстах от города». В сборнике «Естественно-исторические экскурсии по Петрограду» лишайникам была посвящена отдельная статья В. П. Савича (1923), где, в частности, говорится: «Знакомство с лишайниками в черте столичного, да еще фабричного города чрезвычайно затруднено, так как они страдают от пыли и копоти, а также и от вытаптывания и ограниченности площадей возможного обитания. Достаточно сказать, что лишайников на стволах деревьев и на почве до 1918 года в черте города не было вовсе, а за пять лет (1918—1922) упадка городской и фабричной жизни они появились в мало-мальски крупных парках и садах, и на старых неремонтированных крышах, но пока что в незначительном числе видов, хотя некоторые и достигли полного развития» (с. 141). Следует все же отметить, что лишайники на территории С.-Петербурга росли и до 1918 г. (Малышева, 1996б), хотя развитие города и его промышленности, безусловно, сказывалось на них. Ведь если в 1717 г. площадь города составляла всего 12 км^2 (причем среди застроенных участков сохранялись многочисленные пустыри), а в 1917 г. она равнялась 105 км^2, то в наше время С.-Петербург занимает 606 км^2 (Санкт-Петербург—Петроград—Ленинград, 1992). Если в 1-й половине XVIII в. в городе действовали всего 20 металлообрабатывающих заводов и около 60 предприятий легкой промышленности, то в 1991 г. было зарегистрировано 386 наиболее крупных предприятий (Санкт-Петербург..., 1993).

Особенности исторического развития С.-Петербурга, а также его промышленности проявились в мозаичности распределения числа видов лишайников на городской территории (Малышева, 1996а). Это существенно отличает его от старых городов, развивавшихся в радиальном направлении, в которых число видов лишайников распределено также радиально, возрастая к окраинам (Голубкова, Малышева, 1978).

Для городских условий весьма характерно обеднение видового состава лишайников. В С.-Петербурге в целом наблюдается значительное уменьшение числа видов в центральной части города, где обычно произрастает не более 1—2 видов, тогда как на окраине в лесопарках встречается до 68 видов (Малышева, 1996а).

Анализ спектра жизненных форм лишайников С.-Петербурга показал их разную чувствительность к городским условиям обитания. Наиболее устойчивыми оказались листоватые лишайники как в самом городе, так и на его окраинах (Малышева, 1995б, 1996б).

При рассмотрении экологических групп лишайников по субстратам было выяснено, что более страдают от городских условий напочвенные лишайники, менее — эпифиты и эпилиты. Эпиксильные виды довольно стабильно занимают свою экологическую нишу. Лишайники стали активно осваивать новые, созданные человеком искусственные субстраты, например железобетонные балки столбов электропередач, цементные стыки гранитных блоков набережных, кирпич, чугунные ограды, пластмассовые крыши и т. д.

Было выявлено предпочтение лишайниками отдельных элементов городского ландшафта, их приуроченность к характерным местообитаниям (исторические и современные парки, некрополи, набережные и др.), что подтверждается методами математической статистики (Малышева, 1995а, 1997а, б, 1998).

При анализе динамики географического спектра лишайников С.-Петербурга было выявлено сокращение числа бореальных (примерно на 25 %) и неморальных (на 14 %) видов при сохранении роли мультизональных видов (около 40 %) по сравнению с периодом до 1930-х гг. (начало бурного роста промышленности). При этом более быстрые темпы исчезновения бореальных видов приводят к возрастанию роли неморального элемента. Этому способствует и озеленение города в основном лиственными породами. Выяснилось, что представители лишайников других географических элементов, нехарактерных для данной географической зоны, оказались весьма уязвимы в городских условиях. Полностью из городской флоры исчезли монтанные (*Leptogium subtile* (Schrad.) Torss.), ксероконтинентальные (*Cladonia rangiformis* Hoffm.), аркто-альпийские (*Cetraria nivalis* (L.) Ach., *Sphaerophorus fragilis* (L.) Pers., *Umbilicaria proboscidea* (L.) Schrad.), гипоарктомонтанные (*Arctoparmelia centrifuga* (L.) Hale, *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer., *C. deformis* (L.) Hoffm., *C. ecmocyna* Leight., *C. gracilis* (L.) Willd. subsp. *elongata* (Wulfen in Jacq.) Vain., *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr., *Parmelia fraudans* (Nyl.) Nyl., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *Vulpicida juniperinus* (L.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai) виды (Малышева, 1995в). Причинами исчезновения этих видов явились вырубка леса, утрата подходящего субстрата, сильный антропогенный прессинг, загрязнение среды. Ввиду того что прежние экотопы данных видов уничтожены, возвращение их в городскую флору представляется маловероятным.

Сравнение встречаемости видов лишайников, собранных в 1990—1995 гг. и в период до 1930-х гг. (когда бурно стала развиваться промышленность), проведенное на основе анализа литературных данных и сохранившихся гербарных образцов, выявило значительно большее распространение нитрофильных видов, составляющих ныне 18 % флоры (Малышева, 1993, 1996а).

При сравнении морфологического строения лишайников, современных и собранных в XIX—начале XX вв. (образцы гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, LE), установлено статистически достоверное уменьшение в 7—10 раз размеров слоевищ у *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Usnea hirta* (L.) Weber ex F. H. Wigg., видов рода *Ramalina.* Выявлены изменение характера ветвления у перечисленных лишайников, а также деформации подециев у видов *Cladonia*; бугорчатость слоевищ у *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Physcia stellaris* (L.) Nyl.; изменение характерной окраски у *Hypogymnia physodes, Physcia stellaris, P. dubia* (Hoffm.) Lettau. Эти морфологические отклонения наблюдаются в загрязненных местах (например, в зоне воздействия Северной станции аэрации очистных сооружений в окрестностях ст. Горская) вместе со снижением числа видов и проективного покрытия эпифитных лишайников (Малышева, 1995б). По данным рентгенфлуоресцентного анализа, содержание тяжелых металлов (Pb, Zn, Ni, Co) в слоевищах *Hypogymnia physodes, Parmelia sulcata* Taylor в этих местах в 2—3 раза и более превышает их содержание в тех же видах на побережье Финского залива (Лисий Нос), в Шуваловском парке и Нижнем парке в Новом Петергофе (Малышева, Лапотникова, 1992). Радионуклидный анализ, проведенный сотрудниками Радиевого института им. В. Г. Хлопина РАН, выявил присутствие цезия 134 в образцах *Parmelia sulcata*, собранных летом 1991 г. в Нижнем парке Нового Петергофа (Малышева, 1994). Это согласуется с данными по радиоактивному загрязнению почв от Ивангорода до г. Ломоносова после выброса Чернобыльской АЭС (Хромов, 1991).

На основе «индекса чистоты атмосферы» (IAP) была составлена лихеноиндикационная карта атмосферного загрязнения С.-Петербурга и выделено 5 зон (рис. 1).

I — зона сильного загрязнения, IAP = 0—5. Площадь зоны составляет 52 км^2 (9 % территории города). Здесь обычны *Lecanora hegenii* (Ach.) Ach., *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda, *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg.

II — зона значительного загрязнения, IAP = 6—10. Площадь зоны равна 177 км^2 (29 % городской территории). Произрастают *Physcia stellaris, P. tenella*

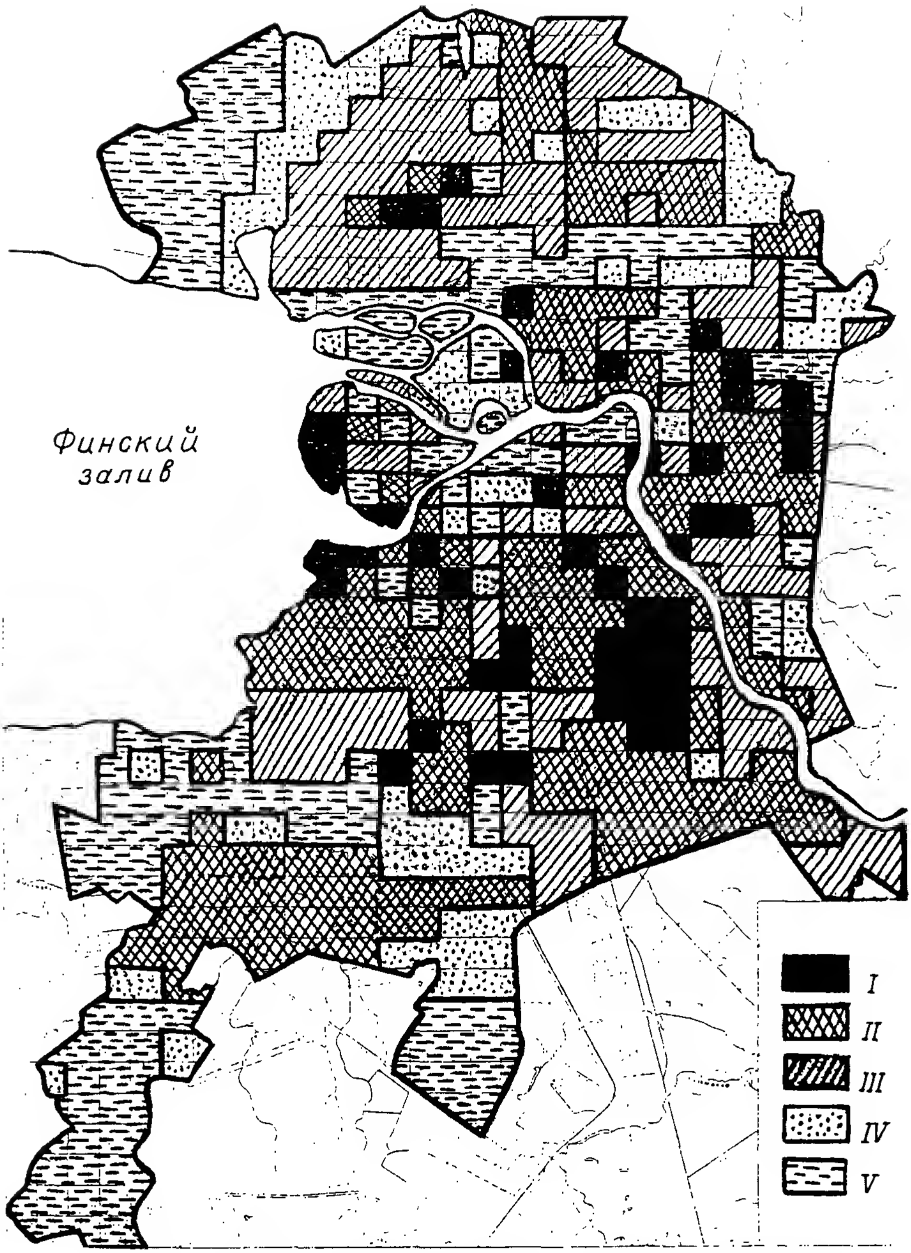


Рис. 1. Лихеноиндикационная карта атмосферного загрязнения Санкт-Петербурга.

Зоны загрязнения: *I* — сильного (IAP = 0—5); *II* — значительного (IAP = 6—10); *III* — среднего (IAP = 11—15); *IV* — умеренного (IAP = 16—20); *V* — слабого (IAP ⩾ 21).

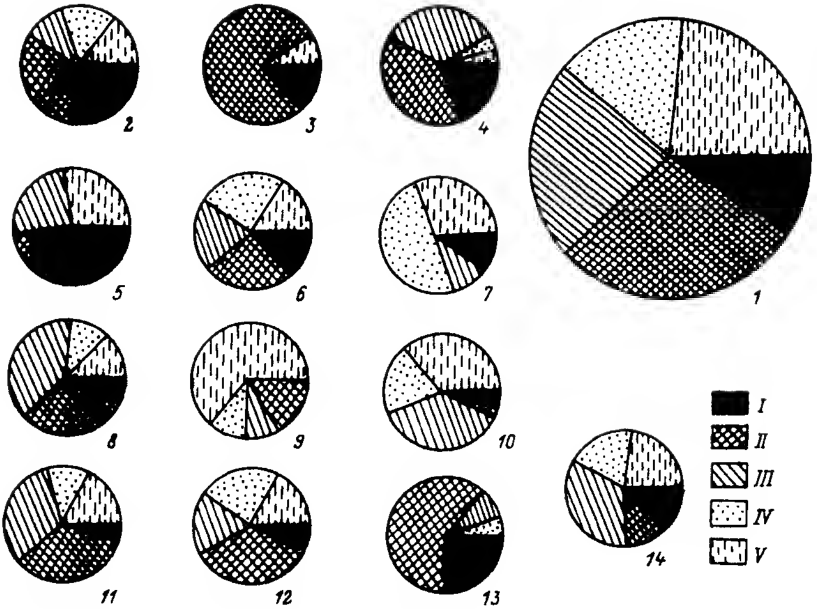


Рис. 2. Диаграмма распределения городской территории Санкт-Петербурга (%) по зонам атмосферного загрязнения.

1 — город в целом: *2–14* — районы: *2* — Адмиралтейский, *3* — Василеостровский, *4* — Выборгский, *5* — Калининский, 6 — Кировский, *7* — Красногвардейский, *8* — Красносельский, *9* — Московский, *10* — Невский, *11* — Петроградский, *12* — Приморский, *13* — Фрунзенский, *14* — Центральный. *I—V* — зоны загрязнения.

(Scop.) DC. in Lam. et DC., *P. dubia* (Hoffm.) Lettau, *Hypogymnia physodes, Parmelia sulcata, Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *X. polycarpa* (Hoffm.) Th. ex Rieber.

III — зона среднего загрязнения, IAP = 11—15. Занимаемая площадь составляет 132 км^2 (22 %). Здесь встречаются *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai, *Cetraria sepincola* (Ehrh.) Ach., *Physconia distorta* (With.) J. R. Laundon, *Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy, *Lecanora argentata* (Ach.) Malme, *L. symmicta* (Ach.) Ach.

IV — зона умеренного загрязнения, IAP = 16—20. Площадь зоны составляет примерно 88 км^2 (15 %). Здесь встречаются *Cetraria chlorophylla* (Willd. in Humb.) Vain., *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier, *Cladonia fimbriata* (L.) Fr., *Lepraria incana* (L.) Ach.

V — зона слабого загрязнения, IAP ⩾ 21. Составляет примерно 25 % площади города и приурочена к территориям крупных парков и окраинным лесопаркам города. Здесь обитают типично лесные виды лишайников, такие как *Melanelia exasperatula* (Nyl.) Essl., *Hypogymnia tubulosa* (Schaer.) Hav., *Ramalina farinacea* (L.) Ach., *R. pollinaria* (Westr.) Ach., *Platismatia glauca* (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb., *Usnea hirta* (L.) Weber ex F. H. Wigg.

Лихеноиндикационная карта совпадает в общих чертах с картой химического загрязнения атмосферного воздуха, приводимой в «Экологическом атласе Санкт-Петербурга» (1992 : 2). Особенностью ее является бóльшая дробность и мозаичность в распределении зон загрязнения. Это связано с особенностями очагового характера развития С.-Петербурга и его промышленности, а также с особой чувствительностью лишайников как биоиндикаторов условий окружающей среды.

Согласно лихеноиндикационной карте, более половины площади С.-Петербурга (60 %) испытывает сильное воздействие атмосферного загрязнения (зоны *I, II* и *III*). Зоны умеренного (*IV*) и слабого (*V*) загрязнения составляют вместе 40 % площади, что в 1.5 раза меньше. Следует отметить, что в ряде других городов преобладают территории с умеренным и слабым загрязнением. Например, в Таллине (Martin et al., 1974) их примерно в 2.2 раза больше, а в Казани (Голубкова, Малышева, 1978) — в 4.7 раза больше, чем сильно загрязненных. Все это говорит о довольно острой проблеме загрязненности воздуха в С.-Петербурге.

Наибольшими по площади и наиболее загрязненными (*I* зона загрязнения) (рис. 1, 2) являются промышленные зоны в Невском р-не (самое большое черное пятно в центре карты), Адмиралтейском р-не (окрестности ул. Шкапина), западная и юго-западная части Васильевского о-ва и окрестности Гутуевского о-ва (Кировский р-н). Значительное загрязнение (*II* зона) испытывают Кировский и Фрунзенский районы и прилегающие к Неве участки Калининского и Красногвардейского районов. Зона среднего загрязнения (*III*) характерна для «спальных» районов города — озеро Долгое (Приморский р-н), Купчино (Фрунзенский р-н), Гражданка (Выборгский р-н), Рыбацкое (южная часть Невского р-на). Умеренное загрязнение (*IV* зона) наблюдается в южной части Московского р-на, западной — Приморского и в Петроградском р-не. Наиболее «чистыми» (*V* зона) являются окраины города — южная и западная части Красносельского р-на, южная часть Московского, а в центре города — это южная граница Приморского р-на (острова Елагин, Каменный, Крестовский) и отдельные участки, прилегающие к крупным паркам (Московский парк Победы, парк Авиаторов, Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и др.).

Таким образом, лишайники С.-Петербурга испытывают сильное влияние городских условий, что позволяет использовать их в достоверной оценке состояния городской среды и лихеноиндикации атмосферных загрязнений.

Выражаю глубокую благодарность сотрудникам Санкт-Петербургского экономико-математического института РАН В. П. Федорову, Н. В. Булычевой, А. И. Лисененкову за помощь в математической обработке данных.

Работа выполнялась при поддержке гранта РГНФ № 97-02-02222 «Анализ и прогнозирование социально-экономического и функционально-пространственного развития мегаполиса (на примере Санкт-Петербурга)».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байрак О. М. Антропогенні зміни ліхенофлори на околицях м. Харкова // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 4. С. 54—58.

Бязров Л. Г. Распространение лишайников в городе Москве и некоторые вопросы экологического нормирования // Экологическое нормирование. Проблемы и методы: Тез. науч.-коорд. совещ. Пущино, 1992. С. 27—29.

Бязров Л. Г. Видовой состав и распространение эпифитных лишайников в лесных насаждениях Москвы // Лесоведение. 1994. № 1. С. 45—54.

Голубкова Н. С., Малышева Н. В. Влияние роста города на лишайники и лихеноиндикация атмосферных загрязнений г. Казани // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1145—1154.

Кучерявый В. А., Кондратюк С. Я., Вирченко В. М., Крамарец В. А. Лихено- и бриофлора буковых фитоценозов комплексной зеленой зоны Львова // Бюл. Глав. бот. сада. 1990. Вып. 157. С. 45—50.

Любименко В. Н. Исландский мох как пищевое средство. Пг., 1919. 16 с.

Малышева Н. В. Лишайники окрестностей Ленинграда. I. Изменение видового состава лишайников в окрестностях станции Ольгино (Ленинградская область) за 72 года // Нов. сист. низш. растений. 1993. Т. 29. С. 119—124.

Малышева Н. В. Лишайники исторических парков окрестностей Санкт-Петербурга // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 29—35.

Малышева Н. В. Лишайники исторических некрополей Санкт-Петербурга // Бот. журн. 1995а. Т. 80. № 10. С. 74—78.

Малышева Н. В. Об экологической патоморфологии лишайников в окрестностях Санкт-Петербурга // Нов. сист. низш. растений. 1995б. Т. 30. С. 78—85.

Малышева Н. В. О влиянии урбанизации на арктоальпийские и гипоарктомонтанные лишайники (на примере г. Санкт-Петербурга) // Проблемы изучения биологического разнообразия водорослей, грибов и мохообразных Арктики: Тез. докл. междунар. конф. (С.-Петербург, 12—16 декабря 1995 г.). СПб., 1995в. С. 29.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 1. Современная лихенофлора и ее анализ // Бот. журн. 1996а. Т. 81. № 6. С. 23—30.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 2. Изменения лихенофлоры за 270 лет // Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 7. С. 55—72.

Малышева Н. В. Лишайники исторических садов и парков Санкт-Петербурга (основанных в XVIII—начале XX веков) // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 7. С. 56—76.

Малышева Н. В. Лишайники современных садов и парков Санкт-Петербурга (основанных в 1920—1980 годы) // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 8. С. 77—84.

Малышева Н. В. Лишайники набережных Санкт-Петербурга // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 40—47.

Малышева Н. В., Лапотникова Л. К. Влияние тяжелых металлов на морфологические признаки у лишайников // Экологическое нормирование: Проблемы и методы: Тез. докл. науч.-коорд. совещ. Пущино, 1992. С. 85—87.

Савич В. П. Лишайники как объект экскурсий в черте города // Естественно-исторические экскурсии по Петрограду. М.; Пг., 1923. С. 140—151.

Санкт-Петербург в зеркале статистики. СПб., 1993. 135 с.

Санкт-Петербург—Петроград—Ленинград. Энциклопедический справочник. М., 1992. 687 с.

Хромов Ю. Б. Социально-экологические и градостроительные проблемы развития туризма в Ленинграде и Ленинградской области // Ландшафтно-экологические проблемы рекреационных территорий пригородных зон крупных городов. Минск, 1991. С. 39—43.

Экологический атлас Санкт-Петербурга. СПб., 1992. 11 л.

Crespo A., Bueno A. Flora y vegetacion liquenicas de la Case de Campo de Madrid (España) // Lazaroa. 1982. N 4. P. 327—356.

Delendick T. J. Notes on the lichens of eastern New York City: King and Queen countries, Long Island, New York // Bull. of the Torrey bot. club. 1994. N 121. P. 188—193.

DeSloover J., LeBlanc F. Mapping of atmospheric pollution on the basis of lichen sensitivity // Proc. Symp. Recent Advances in Tropical Ecology / Ed. by R. Misra. Varakasi, 1968. P. 42—56.

Faltynowicz W., Izydorek I., Budzbon E. The lichen flora as bioindicator of air pollution of Gdansk, Sopot and Gdynia // Monographiae Botanicae. 1991. T. 73. 52 p.

Hawksworth D. L., McManus I. M. Lichen recolonization in London under conditions of rapidy falling sulphur dioxide levels, and the concept of zone skipping // Bot. J. Linnean Soc. 1989. Vol. 100. N 82. P. 99—109.

LeBlanc F., DeSloover J. Relation between industrialisation and the distribution and growth of epiphitic lichens and mosses in Montreal // Can. J. Bot. 1970. Vol. 48. N 7. P. 1485—1486.

Letrouit-Galinou M. R., Seaward D., Deruelle S. A propos du retour des lichens epiphytes dans le Jardin du Luxembourg (Paris) // Bull. Soc. Bot. de France. 1992. Vol. 139. N 2. P. 115—126.

Liska J., Vězda A. Lisejniky Pruhonickeho parku u Prahy // Preslia. 1990. Vol. 62. N 4. P. 293—306.

Martin L., Trass Kh., Martin Ju. Phytoindication of atmospheric pollution. Prospect of the Expo-74. Tallinn, 1974. 4 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 IV 1996

SUMMARY

The influence of town environment on lichens in St. Petersburg is considered. Map of atmospheric pollution based on the index of atmospheric purity (I. A. P.) is given. Five zones are distinguished. Their characteristics connected with peculiarity of town development is discussed.

УДК 582.33 : 581.9(470.57) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

© Э. З. Баишева, А. Д. Потемкин

К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ БАШКИРИИ

E. Z. BAISHEVA, A. D. POTEMKIN. ON THE LIVERWORT FLORA OF BASHKIRIA

Приведен флористический список печеночников, собранных в Башкирии (Южный Урал). Список насчитывает 67 видов, из которых 27 являются новыми для Башкирии. Указаны распространение, экология и репродуктивное состояние видов.

Статья представляет собой результаты обработки сборов мохообразных, выполненных Э. З. Баишевой при проведении геоботанического обследования Башкирии в течение 1992—1996 гг. Кроме того, были привлечены сборы А. И. Соломеща, А. А. Мулдашева, И. Н. Григорьева, Е. А. Игнатовой, А. Х. Галеевой, И. Б. Гуфрановой, Г. В. Попова, Р. Ю. Муллагулова, выполненные в разные годы и хранящиеся в гербарии Института биологии Уфимского научного центра РАН, а также литературные данные. Всем коллекторам авторы выражают искреннюю признательность. Материал был обработан Баишевой под руководством А. Д. Потемкина, которым было проверено определение большинства видов.

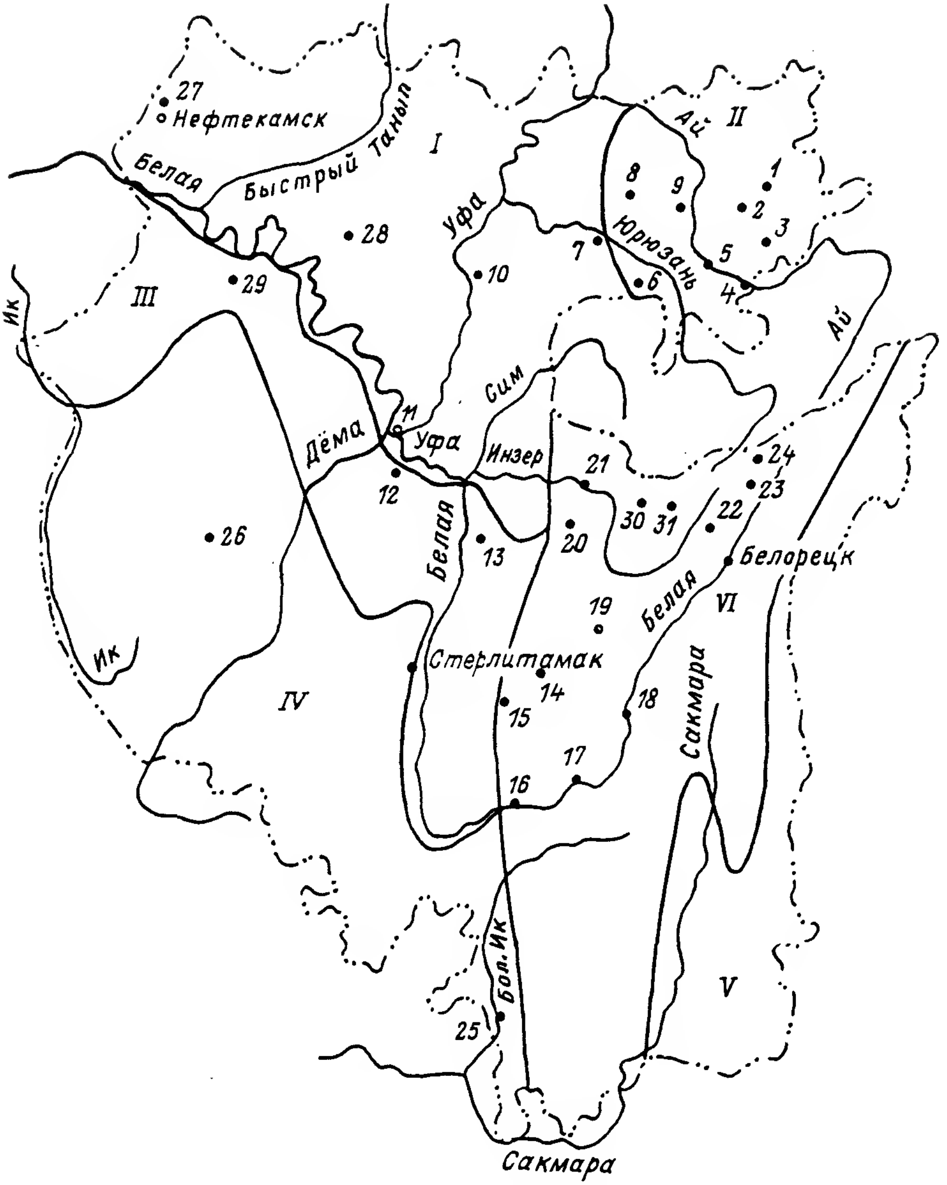
Башкирия расположена между 52—56° с. ш. и 53—60° в. д. и занимает площадь 143 000 км². По геологическому строению, рельефу и климатическим особенностям в республике выделяются 3 района: Предуралье, Южный (горный) Урал и Зауралье. Согласно природно-сельскохозяйственному районированию Башкирии (Тайчинов, 1960), к Предуралью относятся зоны I—IV, к Южному Уралу — зона VI, и к Зауралью — зона V (см. рисунок). В Зауралье сборы печеночных мхов не проводились, поэтому в работе дана краткая характеристика природных условий только первых двух районов.

Предуралье относится к Русской платформе. Рельеф характеризуется сочетанием плато, возвышенностей и понижений с колебанием абсолютных высот в пределах 200—500 м над ур. м. (Мукатанов, 1992). Климат умеренно теплый, среднегодовая температура +2.0—2.4 °С, среднегодовое количество осадков сокращается с 500—600 мм на севере до 300—460 мм на юге (Кадильников, Тайчинов, 1973; Агроклиматические..., 1976). Для растительности характерна последовательная смена лесной, лесостепной и степной зон. В лесной зоне преобладают широколиственные леса, хвойные уступают им по площади и встречаются в основном в северной части.

Горы Южного Урала представлены системой низких и средневысотных хребтов и широких межгорных понижений. Центральная часть образована хребтами с абсолютными высотами более 1000 м (хребты Аваляк, Машак и др.), бóльшая часть территории имеет высоты 400—650 м над ур. м. Это наиболее холодная и влажная часть республики. Среднегодовое количество осадков 400—750 мм, среднегодовая температура +0.6—1.6 °С (Кадильников, Тайчинов, 1973; Агроклиматические..., 1976). Нижние части гор (до 700 м над ур. м.) заняты сосново-березовыми, осиновыми, реже — дубовыми и липовыми лесами. Следующий горнотаежный пояс сложен преимущественно хвойными лесами с елью, пихтой, реже — с лиственницей. Далее следуют подгольцовый пояс — редколесья (1150—1250 м над ур. м.) и гольцовый (выше 1250 м над ур. м.) пояс, представленный горными тундрами (Горчаковский, 1988).

Площади болот Башкирии в результате осушения сократились на 2/3 и в настоящее время составляют 51 тыс. га (0.4 % территории республики). Преобладают евтрофные низинные болота. Мезо- и олиготрофные болота исключительно редки (Гареев, Максютов, 1986).

Сведений о флоре печеночных мхов республики немного. З. Н. Смирнова (1931) на основе обработки материалов собственных коллекций и литературных данных для Южного Урала указывает 18 видов, в том числе 16 — из Башкирии. Это сборы J. Podpera (1921) и И. А. Вереитинова из Уфы и ее окрестностей, а также Ю. Шелля



Пункты бриологических сборов и природно-сельскохозяйственные зоны Башкирии.

Пункты: *1* — Белокатайский р-н, в 2 км на северо-запад от д. Майгаза; *2* — Кигинский р-н, в 8 км на юг от с. Аллагузово; *3* — Кигинский р-н, в 7 км на юг от д. Леузы; *4* — Кигинский р-н, берег р. Юрюзань в 15 км ниже по течению п. Межевой; *5* — Салаватский р-н, болото у д. Лагерево; *6* — Салаватский р-н, западная оконечность хребта Каратау; *7* — Салаватский р-н, болото у д. Аркаул; *8* — Дуванский р-н, Черношарское болото; *9* — Дуванский р-н, болото у д. Каракулево; *10* — Нуримановский р-н, левый берег Павловского водохранилища напротив д. Байряшка; *11* — г. Уфа, микрорайон Инорс; *12* — Кармаскалинский р-н, 39-й километр Стерлитамакского тракта; *13* — Гафурийский р-н, болото «Сазатау» у д. Бол. Утяшево; *14* — Ишимбайский р-н, хребет Алатау, родник Медвежье; *15* — Ишимбайский р-н, пещера «Капка-Таш» у с. Араларово; *16* — Мелеузовский р-н, в 6 км выше д. Сыртланово по течению р. Белая; *17* — Бурзянский р-н, заповедник «Шульган-Таш», окр. Каповой пещеры; *18* — Бурзянский р-н, окр. с. Мурадымово; *19* — Белорецкий р-н, хребет Бол. Шатак напротив с. Исмакаево; *20* — Белорецкий р-н, окр. д. Кулмас; *21* — Белорецкий р-н, в 7 км на восток от д. Зуяково; *22* — Белорецкий р-н, верховья р. Тирлянка в 20 км на юго-запад от п. Тирлян, гора Ялангас; *23* — Белорецкий р-н, гора Абараш-Таш на хребте Аваляк; *24* — Белорецкий р-н, гора Большой Иремель; *25* — Зилаирский р-н, долины рек Большой Ик и Сюрень; *26* — Давлекановский р-н, оз. Моховое, в 2.5 км на запад от д. Киндрячево; *27* — Краснокамский р-н, болото в 2 км на восток от д. Масляный Мыс; *28* — Мишкинский р-н, в 6 км на север от с. Новотроицкое; *29* — Дюртюлинский р-н, в 2.5 км на запад от д. Киргизки; *30* — Белорецкий р-н, Южно-Уральский заповедник, хребет Нары, урочище Улубиль; *31* — Белорецкий р-н, Южно-Уральский заповедник, урочище Куянтавские болота между хребтом Машак и горой Караульная. Природно-сельскохозяйственные зоны Башкирии (Тайчинов, 1960): *I* — северная лесостепь, *II* — северо-восточная лесостепь, *III* — южная лесостепь, *IV* — предуральская степь, *V* — зауральская степь, *VI* — горно-лесная зона.

(1883) из зоны VI — горно-лесной (гора Ямантау и Белорецкий завод). Е. А. Селиванова-Городкова (1956) дополнила этот список 24 видами печеночников, собранных на территории бывшего Башкирского государственного заповедника в 1945, 1946 и 1948 гг. Некоторые данные о распространенных видах листостебельных и печеночных мхов Южного Урала имеются в геоботанических работах (Горчаковский, 1954, 1972, 1975; Соломещ и др., 1989, 1993; Хазиахметов и др., 1989; Baisheva et al., 1994; Baisheva, 1995).

В приведенном далее списке названия видов даны в соответствии со «Списком печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР» (Константинова и др., 1992), а также работой Н. А. Константиновой и А. Н. Васильева (Konstantinova, Vasiljev, 1994). Для каждого вида указаны место сбора (перечень административных районов или пункты; см. рисунок), экология, наличие репродуктивных органов. В ряде случаев, когда характеризуются широко распространенные виды, для краткости образцы не цитируются, а вместо пунктов сборов приводятся названия районов, где вид собран. Ссылки на Селиванову-Городкову (1956) даются без информации об экологии ввиду отсутствия таковой в данной статье. Во всех случаях цитации публикаций в списке характеристики видов приводятся согласно цитируемым работам. Для некоторых печеночников указаны сопутствующие виды листостебельных мхов, приведенные в соответствии со «Списком мхов территории бывшего СССР» (Игнатов, Афонина, 1992). Виды, указываемые для Башкирии впервые, помечены звездочкой. В тех случаях, когда сборы проводились непосредственно автором, коллектор не указывается. Коллекция хранится в гербарии Института биологии Уфимского научного центра РАН.

* *Aneura pinguis* (L.) Dum. — *5*: мезотрофное болото, на влажной торфянистой почве в дерновине с *Campylium stellatum* (Hedw.) C. Jens., *Limprichtia revolvens* (Sw.) Loeske, *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske, 27 VII 1992.

Asterella gracilis (F. Web.) Und. — *17* (Селиванова-Городкова, 1956).

* *Athalamia hyalina* (Sommerf.) Hatt. — *17*: известняковые скалы, 9 VII 1962, Гуфранова.

* *Barbilophozia barbata* (Schmid. ex Schreb.) Loeske — отмечен 12 раз в Белорецком, Баймакском, Нуримановском, Мелеузовском районах в хвойных и хвойно-широколиственных лесах на почве, гнилой древесине, известняковых скалах и вулканических породах.

B. hatcheri (Evans) Loeske — *17* (Селиванова-Городкова, 1956); *24*: на гнилой древесине в елово-пихтовом лесу, 1 IX 1990, Соломещ; *30*: ельник на осыпях, на кварцитах, 2 VII 1996, Мулдашев; *31*: высокотравное еловое редколесье, на почве, 29 VI 1996, Мулдашев. С выводковыми почками.

B. lycopodioides (Wallr.) Loeske — *17* (Селиванова-Городкова, 1956); *24*: заболоченные ельники на высоте 980—1160 м над ур. м., на почве, 22 VIII 1993, Муллагулов; *31*: темнохвойный лес с примесью березы, на основании ствола *Betula pubescens*, 30 VI 1996. П. Л. Горчаковский (1954, 1975) отмечает широкое распространение вида в высокогорных тундрах гор Ямантау и Иремель.

Bazzania tricrenata (Wahlenb.) Lindb. — *17* (Селиванова-Городкова, 1956).

Blepharostoma trichophyllum (L.) Dum. — отмечен 17 раз в Белорецком, Бурзянском, Нуримановском, Салаватском, Дуванском районах в хвойных и смешанных лесах, заболоченных березняках на гнилой древесине, основаниях стволов *Betula pubescens, Abies sibirica*, кварцитах. 12 раз с периантиями.

* *Calypogeia integristipula* Steph. — *13*: заболоченный березняк, на сильно перегнившей древесине, присыпанной почвой, 20 V 1989, Мулдашев, Галеева. С выводковыми почками.

* *C. muelleriana* (Schiffn.) K. Muell. — *9*: заболоченный березняк, на гнилой древесине, в одной дернине с *Cephalozia pleniceps, Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., *Tetraphis pellucida* Hedw., 5 VI 1993. С выводковыми почками.

Cephalozia bicuspidata (L.) Dum. — г. Уфа, на почве (Podpera, 1921); *8*: заболоченный ольшаник, почва на краю канавы, 2 VIII 1993; *9*: заболоченный березняк, на гнилой древесине, 5 VI 1993; *21*: камни на берегу горного ручья, 23 VII 1995. Все образцы с периантиями.

* *C. lunulifolia* (Dum.) Dum. — *6*: смешанный лес, 30 VII 1993; *8*: заболоченный ольшаник, 2 VIII 1993; *22*: пихтово-березовый лес, 7 IX 1993. Все образцы собраны на гнилой древесине, часто в дернине с *Tetraphis pellucida, Lophocolea heterophylla, Lepidozia reptans, Plagiothecium laetum* Schimp. in B. S. G.

* *C. pleniceps* (Aust.) Lindb. — *7*: олиготрофное болото карстового происхождения, на гнилой древесине и основании ствола *Betula pubescens*; *8*: низинное болото, на выступающих из воды корнях *Alnus incana*, 2 VIII 1993; *9*: заболоченный березово-сосновый лес, на сильно перегнившей древесине с почвой, 5 VI 1993; *27*: сосново-березовый лес по краю олиготрофного болота, на гнилой древесине, 28 VI 1990, Соломещ. 5 раз с периантиями.

* *Cephaloziella divaricata* (Sm.) Schiffn. — *21*: смешанный лес на склоне, на мраморных обнажениях в дернине с *Paraleucobryum longifolium* (Hedw.) Loeske, *Sphenolobus minutus*.

* *C.* cf. *hampeana* (Nees) Schiffn. — *1*: дубовый лес, на гниющих остатках обугленной древесины, 12 VI 1993. С периантиями.

* *C. rubella* (Nees) Warnst. — *7*: березняк на олиготрофном болоте, на гнилой древесине с почвой, в одной дернине с *Pohlia nutans, Distichium inclinatum* (Hedw.) Bruch. et Schimp. in B. S. G., *Cephalozia pleniceps*, 29 VII 1993. С периантиями.

Chiloscyphus fragilis (A. Roth) Schiffn. — *6*: берег горного ручья, на почве, 31 VII 1993, Григорьев; *17* (Селиванова-Городкова, 1956). С периантиями.

C. pallescens (Ehrh. ex Hoffm.) Dum. — г. Уфа, на досках и сваях желоба ручья, 15 V 1917, Вереитинов (Смирнова, 1931).

C. polyanthos (L.) Corda — встречен 14 раз по всей территории, довольно часто. На камнях, гнилой древесине, почве по берегам ручьев, в пойменных и заболоченных лесах.

* *Cladopodiella fluitans* (Nees) Buch — *24*: ельник на олиготрофном болоте, на почве, 7 IX 1990, Игнатова.

Conocephalum conicum (L.) Und. — г. Уфа, берег ручья, на почве (Podpera, 1921); *20*: на затененных приречных сланцах, 24 VII 1988, Мулдашев, Галеева; *29*: берег ручья, на гальке с песком, 25 VI 1990, Григорьев.

Crossogyna autumnalis (DC.) Schljak. — г. Уфа, на гнилой древесине, на почве вдоль ручья, Вереитинов (Смирнова, 1931).

* *Frullania bolanderi* Aust. — *2*: березово-липовый лес, на стволе поваленной липы, 13 VI 1993; *8*: на стволе липы, 18 VII 1992.

F. dilatata (L.) Dum. — *17* (Селиванова-Городкова, 1956); *18*: на известняковых скалах, 27 VI 1993; *21*: сосняк на вершине горы, на мраморных обнажениях, 22 VII 1995.

* *Harpantus flotovianus* (Nees) Nees — *30*: берег ручья, на торфянистой почве, 28 VI 1996.

* *Jungermannia borealis* Damsh. et Váňa — *6*: 31 VII 1993; *22*: 8 IX 1993; *30*: 28 VI 1996. В русле и по берегам горных ручьев, на кварцитах.

* *J. pumila* With. — *21*: горный ручей, камни в русле, 23 VII 1995; *31*: горная река, на силикатных кварцитах в русле, 29 VI 1996.

Leiocolea badensis (Gott. ex Rabenh.) Joerg. — *17* (Селиванова-Городкова, 1956).

* *Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb. — *21*: сосновый лес на склоне, на известняковых скалах, 23 VII 1995; *30*: темнохвойный лес, на гнилой древесине, 27 VI 1996.

* *Lepidozia reptans* (L.) Dum. — отмечен 9 раз в Дуванском, Белорецком, Салаватском районах (1990—1995 гг.) в хвойных и смешанных лесах, на гнилой древесине и основаниях стволов *Betula pubescens*.

Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dum. — встречен 106 раз по всей территории. На гнилой древесине, основаниях стволов *Betula pendula, Tilia cordata, Abies sibirica, Ulmus laevis* и др. Часто с периантиями.

L. minor Nees — отмечен 45 раз по всей территории. На гнилой древесине, основаниях стволов *Abies sibirica, Betula pendula, Tilia cordata* и др. Часто с выводковыми почками.

Lophozia excisa (Dicks.) Dum. — *17* (Селиванова-Городкова, 1956).

L. longidens (Lindb.) Macoun — *10*: хвойный лес на склоне, на гнилой древесине, 29 VII 1995; *17* (Селиванова-Городкова, 1956); *22*: в березово-пихтовом лесу, на камнях и основаниях стволов *Betula pubescens*, 7 IX 1993; *21*: смешанный лес на склоне, на гнилой древесине, 23 VII 1995; *31*: темно-хвойный лес, на кварцитах, 30 VI 1996. Почти все образцы с выводковыми почками, 4 раза отмечены периантии.

L. ventricosa (Dicks.) Dum. s. l. — *10*: хвойный лес на склоне, на камнях и гнилой древесине, 28 VII 1995, Соломещ; *17* (Селиванова-Городкова, 1956); *21*: сосновый лес на вершине горы, на мраморных обнажениях, 22 VII 1995; *22*: в хвойном лесу, на гнилой древесине и камнях, 7 IX 1993; *31*: темнохвойный лес, на кварцитах, 30 VI 1996. Всегда с выводковыми почками, 3 раза с периантиями.

Marchantia polymorpha L. s. l. — отмечен более 20 раз по всей территории. Часто, в пойменных лесах, по берегам рек, ручьев, на старых кострищах, на почве.

Metzgeria furcata (L.) Dum. — *17* (Селиванова-Городкова, 1956).

Obtusifolium obtusum (Lindb.) S. Arnell — г. Уфа, на влажных известняковых скалах (Podpera, 1921).

* *Orthocaulis attenuatus* (Mart.) Evans — *30*: пихтово-березовый лес, на гнилой древесине, 27 VI 1996.

**O. kunzeanus* (Hueb.) Buch — *10*: хвойный лес на склоне, на почве, 29 VII 1995, Соломещ. С выводковыми почками.

Pellia endiviifolia (Dicks.) Dum. — г. Уфа, на почве (Podpera, 1921).

P. epiphylla (L.) Corda — г. Уфа, по берегам рек и озер, на влажной заболоченной и песчанистой почве (Podpera, 1921).

P. neesiana (Gott.) Limpr.–*17* (Селиванова-Городкова, 1956); *31*: берег горного ручья, 29 VI 1996; елово-пихтовый лес, на почве, 29 VI 1996; берег ручья, на почве, 8 VIII 1989, Григорьев.

Plagiochila porelloides (Torrey ex Nees) Lindenb. — г. Уфа (Podpera, 1921); *10*: смешанный лес, на почве, 26 VII 1995, Соломещ; *21*: смешанный лес, на обнажениях известняка, берег горного ручья, на камнях, 23 VII 1995; *22*: пихтовый лес, основание ствола пихты, 13 IX 1992.

* *Plectocolea obovata* (Nees) Lindb. s. l. — *21*: 23 VII 1995; *30*: 2 VII 1996; *31*: 29 VI 1996. В русле и по берегам горных ручьев, на камнях, преимущественно кварцитах. С периантиями.

* *Porella platyphylla* (L.) Pfeiff. — *15*: скалы, 24 V 1989, Мулдашев; *16*: смешанный лес, 9 VII 1993, Соломещ; *17*: скалы, 9 VII 1962, Попов; *18*: сосновый лес на склоне, 10 IX 1990, Игнатова. Встречен только на известняковых обнажениях.

Preissia quadrata (Scop.) Nees — г. Уфа (Podpera, 1921); *10*: хвойный лес на склоне, на почве, Соломещ.

Ptilidium ciliare (L.) Hampe — *24*: горная тундра, 6 IX 1990, Игнатова; в том же пункте, VIII 1993, Муллагулов; *30*: мохово-кустарничковая тундра, 28 VI 1996. Для района *24* отмечен также Горчаковским (1975).

P. pulcherrimum (G. Web.) Vain. — отмечен более 50 раз. На гнилой древесине, основаниях стволов *Betula pendula, Tilia cordata, Abies sibirica, Quercus robur* и др. По всей территории. Часто с периантиями.

Radula complanata (L.) Dum — отмечен 17 раз в разных районах. В лесах разных типов на гнилой древесине, валежнике, стволах *Betula pendula, Tilia cordata*, камнях.

Reboulia hemisphaerica (L.) Raddi — *17* (Селиванова-Городкова, 1956).

Riccia cavernosa Hoffm. — г. Уфа, берег р. Белая, на илистой почве (Podpera, 1921).

* *R. fluitans* L. — *12*: пруд, в зарослях *Typha latifolia*, 1986, Соломещ; *26*: зарастающее озеро, 18 VI 1994.

* *R. frostii* Aust. — *11*: берег котлована, на заиленном песке, 3 VIII 1995, Соломещ.

R. glauca L. — г. Уфа, на почве полей и песчаных наносах, Podpera (1921).

R. huebeneriana Lindenb. — *17* (Селиванова-Городкова, 1956).

R. sorocarpa Bisch. — *17* (Селиванова-Городкова, 1956).

Scapania irrigua (Nees) Nees — *17* (Селиванова-Городкова, 1956).

S. uliginosa (Lindenb.) Dum. — *17* (Селиванова-Городкова, 1956).

S. undulata (L.) Dum. — *14*: 6 VI 1990, Мулдашев; *17* (Селиванова-Городкова, 1956); *21*: 23 VII 1995; *30*: 28 VI 1996; *31*: 29 VI 1996. По берегам и в русле горных ручьев, на почве и кварцитах, на известняковых скалах.

* *Schistochilopsis incisa* (Schrad.) Konst. — *22*: пихтово-березовый лес, на гнилой древесине в одной дернине с *Belepharostoma trichophyllum, Dicranum congestum* Brid., *Orthodicranum montanum* (Hedw.) Loeske, 7 IX 1993. С периантиями.

* *Sphenolobus minutus* (Schreb.) Berggr. — *21*: на известняковых скалах, 23 VII 1995. С выводковыми почками.

S. saxicola (Schrad.) Steph. — *17* (Селиванова-Городкова, 1956); *19*: на камнях, 20 VIII 1962, Попов; *24*: горная тундра, на камнях, 6 IX 1990, Игнатова.

* *Tetralophozia setiformis* (Ehrh.) Schljak. — *23*: на известняковых скалах, 22 VI 1992, Мулдашев; *24*: гольцовый пояс, курумники, 6 IX 1990, Игнатова.

* *Tritomaria exsecta* (Schmid. ex Schrad.) Loeske — *21*: смешанный лес на склоне, на известняке, 23 VII 1995. С выводковыми почками.

T. exsectiformis (Breidl.) Schiffn. ex Loeske — *17* (Селиванова-Городкова, 1956); *10*: хвойный лес на склоне, на гнилой древесине, 28 VII 1995, Соломещ; *22*: заболоченный пихтово-березовый лес, на гнилой древесине, 13 IX 1992. С выводковыми почками.

T. quinquedentata (Hunds.) Buch — *10*: хвойный лес на склоне, на гнилой древесине, 29 VII 1995, Соломещ; *17* (Селиванова-Городкова, 1956).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР. Л., 1976. 235 с.

Гареев А. М., Максютов Ф. А. Болота Башкирии. Уфа, 1986. 144 с.

Горчаковский П. Л. Высокогорная растительность Ямантау — крупнейшей вершины Южного Урала // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 6. С. 827—841.

Горчаковский П. Л. Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М., 1972. 145 с.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 283 с.

Горчаковский П. Л. Растительность и ботанико-географическое деление Башкирской АССР // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. С. 5—13.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1-2. С. 1—85.

Кадильников И. П., Тайчинов С. Н. Условия почвообразования на территории Башкирии и его провинциальные черты // Почвы Башкирии. Уфа, 1973. Т. 1. С. 15—62.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1-2. С. 87—127.

Мукатанов А. Х. Ландшафты и почвы Башкортостана. Уфа, 1992. 118 с.

Селиванова-Городкова Е. А. Виды мхов и печеночников, новые для Урала, и особенности их распространения // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 2. С. 242—247.

Смирнова З. Н. Материалы к бриофлоре Урала. III. Печеночные мхи (*Hepaticae*) Среднего и Южного Урала и Приуралья // Журн. Русск. Бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 5-6. С. 519—536.

Соломещ А. И., Григорьев И. Н., Хазиахметов Р. М. Синтаксономия лесов Южного Урала. IV. Порядок *Fagetalia sylvaticae.* М., 1989. 21 с. Деп. в ВИНИТИ АН СССР, № 6234-В89.

Соломещ А. И., Григорьев И. Н., Хазиахметов Р. М., Баишева Э. З. Синтаксономия лесов Южного Урала. V. Хвойно-широколиственные леса. М., 1993. 68 с. Деп. в ВИНИТИ РАН, № 1464-В93.

Тайчинов С. Н. Агропочвенное районирование Башкирии // Почвенное районирование СССР. М., 1960. С. 116—206.

Тайчинов С. Н. Природные зоны и агропочвенные районы Башкирии // Почвы Башкирии. Уфа, 1973. Т. 1. С. 72—89.

Хазиахметов Р. М., Соломещ А. И., Григорьев И. Н., Мулдашев А. А. Синтаксономия лесов Южного Урала. II. Архангельский район БАССР. Классы Salicetea purpureae, Alnetea glutinosae. М., 1989. 27 с. Деп. в ВИНИТИ АН СССР, № 6241-В89.

Шелль Ю. Материалы для ботанической географии Уфимской и Оренбургской губерний (споровые растения) // Тр. О-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те. 1883. Т. 12. Вып. 1. С. 27.

Baisheva E. Z., Solometch A. I., Ignatova E. A. Bryophyte vegetation of Bashkiria, South Urals. I. Epiphytic and epixylic communities // Arctoa. 1994. Vol. 3. P. 139—152.

Baisheva E. Z. Bryophyte vegetation of Bashkiria, South Urals. II. Communities of north-eastern Bashkiria // Arctoa. 1995. Vol. 4. P. 55—63.

Konstantinova N. A., Vasiljev A. N. On the hepatic flora of Sayan mountains (South Siberia) // Arctoa. 1994. Vol. 3. P. 123—132.

Podpera J. Ad bryophytorum cisuralensium cognitionem additamentum // Publicat. de la faculte d. sciences de l'Unuver. Masaryk. 1921. Sis. 5.

Институт биологии УНЦ РАН
Уфа
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 3 XII 1996

SUMMARY

The liverwort flora of Bashkiria (South Urals) was investigated. Check-list includes 67 species of which 27 are new for Bashkiria. The distribution and ecology of the species are discussed.

УДК 582.675.1(571.6)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

© И. Г. Гавриленко, П. Г. Горовой

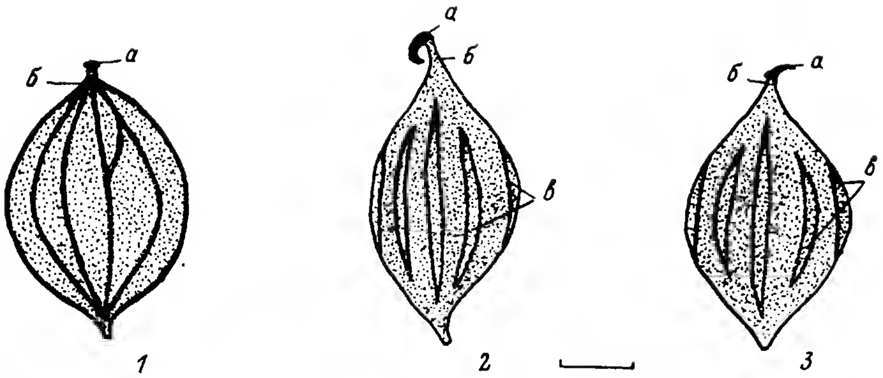
О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *THALICTRUM BAICALENSE* (*RANUNCULACEAE*)

I. G. GAVRILENKO, P. G. GOROVOY. ON THE SYSTEMATIC POSITION OF *THALICTRUM BAICALENSE* (*RANUNCULACEAE*)

На основании морфолого-анатомических признаков плодов и своеобразия химического состава подтверждается мнение K. Emura о выделении монотипной восточно-азиатской секции *Baicalensia*.

Интерес к систематическому положению *T. baicalense* Turcz. ex Ledeb. возник не случайно. До сих пор остается нерешенным вопрос о секционной принадлежности этого вида в роде *Thalictrum* L. Во «Флоре СССР» (Невский, 1937) василистник байкальский включен в секцию *Physocarpum* DC. вместе с другими азиатскими видами: *T. sparsiflorum* Turcz., *T. sachalinense* Lecoyer, *T. tuberiferum* Maxim., *T. filamentosum* Maxim. Однако к этой секции относятся только 2 дальневосточных василистника: *T. filamentosum* и *T. tuberiferum* (Горовой, Гавриленко, 1981). Н. С. Турчанинов в 1835 г. в работе Ф. Фишера и К. Мейера (Fischer, Meyer, 1835 : 40) отнес *T. sparsiflorum* к секции *Omalophysa* Turcz., а *T. sachalinense* перенесен B. Boivin (1944) в новую секцию *Erythranda* Boivin. Своеобразный вид *T. baicalense* японский ботаник M. Tamura (1968) считал принадлежащим к подсекции *Baicalensia* Tamura секции *Erythranda*, а K. Emura (1972) выделил новую монотипную секцию *Baicalensia* (Tamura) Emura на основании особенностей строения плодов.

При решении вопроса о секционной принадлежности *T. baicalense* необходима характеристика секции *Erythranda*, которая была описана Boivin (1944). В первоописании секции указаны следующие признаки: тычиночные нити наверху расширенные, белые или рыжеватые; плоды сидячие или на короткой ножке, ребристые, ребра одиночные; рыльце некрылатое и нестреловидное. Типовой вид секции — *T. petaloideum* L., а *T. baicalense* отнесен B. Boivin к секции *Physocarpum*. Tamura (1968) секцию *Erythranda* делит на 3 подсекции: *Erythranda* Tamura, *Actaefolia* Tamura, *Baicalensia*



Морфологическое строение плодов *Thalictrum.*

1 — *T. baicalense*, 2 — *T. sachalinense*, 3 — *T. petaloideum*. а — рыльце, б — стилодий, в — ребра. Масштабная линейка — 1 мм.

Tamura — и к характеристике секции *Erythranda* добавляет еще один признак: стилодий продолговатый, некрылатый и часто кривой или крючковатый. Emura (1972) выделил *T. baicalense* в отдельную монотипную секцию *Baicalensia* со следующими секционными признаками: плоды веретенообразные с 4—5 бороздками на поверхности; стилодий короткий и прямой, рыльце имеет форму диска, тычиночные нити булавовидные, верхняя часть шире, чем пыльники; связник такой же длины, как и пыльник. Перечисляя данные признаки, Emura уточняет, что выделил эту секцию главным образом по строению плодов. Во «Flora Reipublicae Popularis Sinicae» (Wang, Wang, 1979) род *Thalictrum* разделен на серии вместо секций. Василистник байкальский рассматривается в серии *Baicalensia* (Tamura) W. T. Wang et S. H. Wang, а sect. *Erythranda* Boivin subsect. *Baicalensia* Tamura и sect. *Baicalensia* (Tamura) Emura значатся в синонимах этой серии. В сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1995) *T. baicalense* относится к секции *Erythranda.*

Как нами было указано выше, секция *Omalophysa* выделена Турчаниновым по форме плодов. На основании своеобразного морфологического строения плодов *T. baicalense* описана новая секция *Baicalensia* (Emura, 1972). В «Сосудистых растениях советского Дальнего Востока» (1995) приведен рисунок плода *T. baicalense* с крючковидно изогнутым стилодием. Для представителей секции *Erythranda* (*T. sachalinense*, *T. petaloideum*) характерен этот признак. У *T. baicalense* плоды шаровидно-яйцевидные, вздутые, деревянистые с многочисленными жилками, а стилодий всегда прямой. Виды *T. sachalinense* и *T. petaloideum* имеют одинаковое число выступающих ребер (8), тогда как у *T. baicalense* ребра четко не выражены (см. рисунок).

При анатомическом исследовании околоплодника *T. baicalense* нами было установлено своеобразное строение внутренней эпидермы. Стенки клеток у *T. baicalense* равномерно утолщены, тогда как у других представителей *Thalictrum* они утолщены неравномерно (Гавриленко, 1983).

Изучение химического состава *T. baicalense* показало, что наряду с известными для рода *Thalictrum* алкалоидами (магнофлорином, берберином, глауцином) из василистника байкальского выделены новые основания: байкалин (2, 3-метилендиокси-1, 9, 10-триметоксинорапорфин) (Маех и др., 1982) и 7-оксобайкалин (Маех и др., 1986), отсутствующие в других видах василистника.

Морфологические признаки, анатомическое строение, своеобразие химического состава подтверждают концепцию K. Emura (1972) о выделении монотипной восточно-азиатской секции *Baicalensia.*

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-50994).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гавриленко И. Г. Карпологическое изучение дальневосточных видов (секции *Omalophysa, Baicalensia, Erythranda*) рода *Thalictrum* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1101—1106.

Горовой П. Г., Гавриленко И. Г. Таксономия дальневосточных видов секции *Physocarpum* рода *Thalictrum* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 9. С. 1336—1340.

Маех С. Х., Юнусов С. Ю., Бойко Э. В., Старченко В. М. Байкалин — новый апорфиновый алкалоид из *Thalictrum baicalense* // Химия природ. соединений. 1982. № 2. С. 227—230.

Маех С. Х., Бойко Э. В., Старченко В. М., Юнусов С. Ю. 7-оксобайкалин — новый алкалоид из *Thalictrum baicalense* // Химия природ. соединений. 1986. № 2. С. 251—252.

Невский С. А. Род Василистник — *Thalictrum* L. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 510—528.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1995. Т. 7. 394 с.

Boivin B. American thalictra and their old world allies // Rhodora. 1944. Vol. 46. P. 337—445.

Emura K. M. H. Cytotaxonomical studies on the genus *Thalictrum* in Eurasia with special reference to Japanese species // J. Fac. Univ. Tokyo. 1972. Sect. 3. Botany. Vol. 11. N 3. P. 93—136.

Fischer F. E. L., Meyer C. A. Index seminum, quae Hortus botanicus Imperialis Petropolitanus pro mutua commutatione offert. 1835. Vol. 1.

Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*, VIII // Sci. Rep. Osaka Univ. 1968. Vol. 17. N 1. P. 41—56.

Wang Wen-tsai, Wang Shu-hsiou. Thalictrum L. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Pekini, 1979. Vol. 27. P. 502—592.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВО РАН
Владивосток

Получено 26 I 1998

SUMMARY

Morphological, anatomical and chemical data of *Thalictrum baicalense* are presented. The K. Emura's view of the recognition of monotypical East-Asian section *Baicalensia* is confirmed.

УДК 581.15 : 532.542.1

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

© **М. В. Олонова**

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ *POA GLAUCA* (*POACEAE*)

M. V. OLONOVA. THE MORPHOLOGICAL DIFFERENTIATION OF *POA GLAUCA* (*POACEAE*)

Результаты исследования одного из наиболее полиморфных мятликов секции *Stenopoa* с использованием статистических методов и дискриминантного анализа подтвердили наличие на территории Евразии трех эколого-географических рас *Poa glauca*. Однако в силу нечетких, хотя и статистически подтвержденных морфологических различий между ними присваивать им ранг видов нельзя.

Арктовысокогорный голарктический вид *Poa glauca* Vahl s. l. известен как один из наиболее сложных и полиморфных видов секции *Stenopoa*. Многочисленные попытки разделить этот вид на несколько более мелких на основании морфологических признаков не дали желаемого результата, однако визуальный анализ гербарных материалов подтверждает некоторые различия *Poa glauca* в различных частях ареала. Если в северной Сибири вид сохраняет относительную стабильность габитуальных признаков и довольно часто встречаются опушенные между жилками нижние цветковые чешуйки, то в Скандинавии нередки более мезоморфные особи, совмещающие признаки *P. glauca* и *P. nemoralis* L. Кроме того, там сконцентрирован относительно редкий признак опушения оси колоска, присущий *P. nemoralis*, и очень редок признак опушения между жилками нижних цветковых чешуй. В горах южной Сибири отмечено уклонение большинства особей в сторону большей ксероморфности. Эти особенности можно, очевидно, объяснить развитием гибридизационных процессов между *P. glauca* и *P. nemoralis* в скандинавской части ареала и между *P. glauca* и видами родства *P. attenuata* Trin. в южной Сибири. Вместе с тем во всех частях ареала встречается типичная форма. Эти различия, хорошо заметные на большом гербарном материале, побудили провести сравнительно-морфологический анализ трех эколого-географических рас *P. glauca*. Для более точной оценки расхождений и для выявления возможных закономерностей и характера внутривидовой дифференциации были привлечены статистические методы исследования.

Материал и методика

Было проведено сравнительно-морфологическое исследование 3 эколого-географических рас *Poa glauca*: скандинавской, северо-сибирской и южно-сибирской с объемом выборок соответственно 119, 71 и 205 особей (за недостатком материала в американской части ареала вид детально не изучался).

Всего было изучено 19 количественных и 3 качественных признака:

P_1 — общая высота растения, см;
P_2 — длина верхнего междоузлия, см;
P_3 — длина от основания побега до верхнего узла, см;
P_4 — длина метелки, см;
P_5 — длина влагалища верхнего листа, см;
P_6 — длина пластинки верхнего листа, см;
P_7 — длина язычка, мм;
P_8 — ширина метелки, см;
P_9 — длина наиболее длинной веточки метелки, см;
P_{10} — число веточек в нижнем ярусе метелки;
P_{11} — число колосков на наиболее длинной веточке метелки;
P_{12} — число цветков в колоске;
P_{13} — длина колоска, мм;
P_{14} — длина верхней колосковой чешуи, мм;
P_{15} — ширина верхней колосковой чешуи, мм;
P_{16} — длина нижней колосковой чешуи, мм;
P_{17} — ширина нижней колосковой чешуи, мм;
P_{18} — длина нижней цветковой чешуи, мм;
P_{19} — ширина нижней цветковой чешуи, мм;
P_{20} — наличие пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи;
P_{21} — наличие опушения на оси колоска;
P_{22} — наличие опушения между жилками нижней цветковой чешуи.

Измерения общих размеров растения и вегетативных органов проводили с помощью линейки со шкалой деления 1 мм, а признаков колоска и цветков — с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0.01 мм.

Для работы были использованы материалы гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, Главного ботанического сада РАН (ГБС), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС), Томского государственного университета, материалы, любезно присланные из гербариев Лунда, Упсалы и Бергена, а также собственные сборы.

Результаты

В табл. 1 представлены средние значения признаков P_1, P_2, ..., P_{19}. Для каждого из этих признаков проводился однофакторный дисперсионный анализ, согласно которому на 5 %-ном уровне значимости проверялась гипотеза о равенстве средних значений у скандинавской, северо-сибирской и южно-сибирской географических групп. Общая высота растения (P_1), число цветков в колоске (P_{12}), ширина метелки (P_8), нижней колосковой чешуи (P_{17}) и нижней цветковой чешуи (P_{19}) достоверно не различались. По остальным 17 признакам удалось обнаружить достоверные различия. Вместе с тем мы не можем остановиться на каком-либо одном признаке, пригодном для четкого разграничения этих групп.

ТАБЛИЦА 1

Биометрические характеристики *Poa glauca*

Номер признака	Среднее ± ошибка			Общее среднее ± ошибка	Наличие достоверной разницы между выборками на основании критерия F, $F = S_N/S_E$	Коэффициент вариации V ± ошибка		
	Скандинавия $n = 119$	северная Сибирь $n = 71$	южная Сибирь $n = 205$	$n = 395$		Скандинавия $n = 119$	северная Сибирь $n = 71$	южная Сибирь $n = 205$
1	28.5 ± 1.04	26.8 ± 0.86	26.9 ± 0.58	27.4 ± 0.46	–	39.76 ± 2.56	27.00 ± 2.27	30.44 ± 1.51
2	17.2 ± 0.58	18.6 ± 0.62	16.4 ± 0.37	17.0 ± 0.28	++	36.64 ± 2.37	28.09 ± 2.36	31.83 ± 1.58
3	6.5 ± 0.54	3.4 ± 0.29	4.5 ± 0.27	4.9 ± 0.22	++	91.41 ± 5.90	70.23 ± 5.89	85.90 ± 4.25
4	5.0 ± 0.15	5.0 ± 0.18	6.1 ± 0.14	5.6 ± 0.09	++	32.74 ± 2.11	30.20 ± 2.53	31.92 ± 1.58
5	4.5 ± 0.14	5.7 ± 0.19	6.5 ± 0.26	5.8 ± 0.14	+	33.48 ± 2.16	27.21 ± 2.28	55.99 ± 2.77
6	4.5 ± 0.15	4.8 ± 0.19	5.8 ± 0.30	5.3 ± 0.17	++	35.48 ± 2.29	33.33 ± 2.80	73.08 ± 3.62
7	1.5 ± 0.05	1.2 ± 0.07	2.0 ± 0.04	1.7 ± 0.03	++	39.07 ± 2.52	43.41 ± 3.65	31.50 ± 1.56
8	1.4 ± 0.08	1.4 ± 0.07	1.7 ± 0.06	1.6 ± 0.04	–	62.94 ± 4.06	43.57 ± 3.66	49.41 ± 2.45
9	1.3 ± 0.07	1.7 ± 0.10	2.2 ± 0.08	1.9 ± 0.05	++	60.90 ± 3.63	46.07 ± 3.87	48.21 ± 2.37
10	2.0 ± 0.08	2.3 ± 0.10	2.5 ± 0.16	2.4 ± 0.09	+	39.23 ± 2.53	36.75 ± 3.08	90.19 ± 4.47
11	2.1 ± 0.12	3.1 ± 0.19	4.6 ± 0.18	3.6 ± 0.11	++	63.84 ± 4.12	49.68 ± 4.17	55.21 ± 2.73
12	2.7 ± 0.07	2.7 ± 0.10	2.7 ± 0.06	2.8 ± 0.04	–	25.81 ± 1.67	31.27 ± 2.62	28.68 ± 1.42
13	5.1 ± 0.07	4.6 ± 0.09	4.6 ± 0.05	4.8 ± 0.03	++	14.23 ± 0.92	15.98 ± 1.34	14.53 ± 0.72
14	3.4 ± 0.04	3.3 ± 0.03	3.4 ± 0.03	3.5 ± 0.02	++	11.46 ± 0.74	8.38 ± 0.70	12.68 ± 0.63
15	0.9 ± 0.01	0.8 ± 0.01	0.8 ± 0.01	0.9 ± 0.01	++	13.98 ± 0.90	12.05 ± 1.01	18.39 ± 0.61
16	3.1 ± 0.04	2.9 ± 0.04	3.0 ± 0.03	3.1 ± 0.02	++	13.57 ± 0.88	10.88 ± 0.90	13.92 ± 0.69
17	0.6 ± 0.01	0.6 ± 0.01	0.6 ± 0.01	0.7 ± 0.01	–	16.42 ± 1.06	12.50 ± 1.05	16.92 ± 0.84
18	3.6 ± 0.03	3.4 ± 0.03	3.4 ± 0.03	3.5 ± 0.02	++	9.97 ± 0.64	7.04 ± 0.59	10.63 ± 0.53
19	1.0 ± 0.01	0.9 ± 0.01	0.9 ± 0.01	1.0 ± 0.01	–	13.86 ± 0.89	10.10 ± 0.50	10.10 ± 0.50

Примечание. S_N — внутрипопуляционная дисперсия; S_E — межпопуляционная дисперсия; F: «–» — разница статистически недостоверна ($F \leqslant 3.0$), «+» — разница статистически достоверна ($3 > F \geqslant 4.61$, 5 %-й уровень значимости), «++» — разница статистически высокодостоверна ($F > 4.61$, 1 %-й уровень значимости).

ТАБЛИЦА 2

Результат классификации *Poa glauca* по географическим группам, полученный с помощью дискриминантного анализа

Группы, классифицированные по географическому признаку	Группы, переклассифицированные по морфологическим показателям						Всего	
	A		B		C			
	число	%	число	%	число	%	число	%
Скандинавская	104	87.4	5	4.2	10	8.4	119	100
Северо-сибирская	1	1.4	61	85.9	9	12.7	71	100
Южно-сибирская	10	4.9	36	17.6	159	77.6	205	100

Чтобы установить, насколько варьируют внутри эколого-географических групп средние показатели, для 19 количественных признаков (P_1—P_{19}) были вычислены среднеквадратические уклонения. Учитывая, что большинство признаков вегетативных органов измерялось в миллиметрах, а генеративных — в десятых и сотых долях миллиметра, для сравнения признаков по уровню изменчивости были вычислены коэффициенты вариации (табл. 1). Отдельные признаки проявляли разную степень варьирования в разных расах. Так, коэффициент вариации длины влагалища верхнего листа в южно-сибирской группе составил 55.99, в скандинавской — 33.48, а в северо-сибирской — только 27.21 %. Из табл. 1 также видно, что более всего варьируют вегетативные признаки, генеративные же отличаются большей устойчивостью. К примеру, коэффициент вариации длины нижней цветковой чешуи в исследованных популяциях колеблется от 7.04 % до 10.63 %. При этом наиболее высокими коэффициентами вариации исследованных признаков отличается южно-сибирская выборка. Столь высокую общую вариабельность южно-сибирской расы можно, по-видимому, объяснить более разнообразными эколого-географическими условиями, а также (с учетом влияния центральноазиатских видов) более сложной генетической структурой вида в этой части ареала.

Для выявления морфологических различий между 3 исследованными эколого-географическими расами *P. glauca* данные были подвергнуты дискриминантному анализу. Дискриминантный анализ позволяет сгруппировать множество объектов, характеризующихся набором скоррелированных входных характеристик, в 2 и большее число групп. Как результат в одной группе оказываются объекты, наиболее близкие по своим морфологическим характеристикам (Леонов, 1990). В нашем случае имеет место классификация наблюдений по географическому признаку. С помощью дискриминантного анализа производится переклассификация объектов уже не по географическому признаку, а по их морфологическим характеристикам (P_1—P_{19}). В зависимости от совпадения этих двух классификаций мы можем делать выводы о наличии или отсутствии, а также о степени морфологических различий между несколькими географическими расами.

Проведенный дискриминантный анализ выявил достаточно четкие различия между 3 эколого-географическими группами по комплексу исследованных морфологических признаков. Это подтверждается высоким процентом совпадения между группами, изначально классифицированными по географическому признаку, и группами А, В, С, полученными в результате переклассификации по комплексу морфологических признаков (табл. 2).

Первая дискриминантная функция, несущая наибольшую нагрузку (75.94 % изменчивости), имеет следующий вид:

$$Z_1 = -0.459\,P_1 - 0.041\,P_2 - 0.267\,P_3 - 0.168\,P_4 + 0.387\,P_5 + 0.214\,P_6 + 0.265\,P_7 - 0.074\,P_8 + 0.448\,P_9 + 0.075\,P_{10} + 0.424\,P_{11} + 0.554\,P_{12} - 0.862\,P_{13} + 0.922\,P_{14} - 0.243\,P_{15} - 0.331\,P_{16} - 0.018\,P_{17} - 0.298\,P_{18} + 0.133\,P_{19}.$$

Вторая, несущая 24.06 % изменчивости, имеет вид

$$Z_2 = 0.166\,P_1 - 0.163\,P_2 + 0.477\,P_3 + 0.499\,P_4 + 0.049\,P_5 - 0.021\,P_6 + 0.572\,P_7 + 0.231\,P_8 - 0.891\,P_9 + 0.017\,P_{10} + 0.419\,P_{11} - 0.337\,P_{12} + 0.392\,P_{13} - 0.182\,P_{14} + 0.331\,P_{15} + 0.363\,P_{16} - 0.042\,P_{17} - 0.110\,P_{18} - 0.174\,P_{19}.$$

Наиболее важные признаки, по которым осуществлялось разделение исследованных групп, — длина верхней колосковой чешуи (P_{14}), длина колоска (P_{13}), число цветков в колоске (P_{12}), общая высота растения (P_1), длина наибольшей веточки метелки (P_9).

Как показали исследования Р. Л. Берг (1959, 1964) и И. И. Шмальгаузена (1968), внутривидовая дивергенция затрагивает в первую очередь не сами признаки, а взаимосвязь между ними, так как в интегрированном комплексе каждый отдельно взятый признак может изменяться лишь настолько, насколько это окажется допустимым в пределах имеющихся связей, которые образовались как приспособительный результат функциональной системы. Поэтому дивергенция коррелятивных связей внутри одного вида может указывать на наличие генетически различных групп.

Коэффициенты ранговой корреляции по Спирмену между признаками P_1—P_{21} приведены в табл. 3, 4. При $P = 0.95$ коэффициенты корреляции ниже 0.3 не учитывались. Приведенные матрицы корреляции указывают на различия во всех 3 эколого-географических группах как по степени скоррелированности, так и по количеству связанных признаков.

Во всех 3 группах корреляция между длиной метелки и длиной ее наибольшей веточки достигает большой величины ($r > 0.82$). Велика корреляция между общей высотой растения и длиной верхнего междоузлия (в скандинавской и северо-сибирской группах $r > 0.85$, а в южно-сибирской $r = 0.75$). Во всех 3 группах достаточно высокие связи между общей высотой растения и длиной влагалища верхнего листа ($r > 0.73$), между общей высотой растения и длиной метелки (в скандинавской и южно-сибирской группах $r = 0.76$, а в северо-сибирской — 0.8), т. е. между признаками, определяющими общий облик растения, характерный для вида в целом. В генеративной сфере относительно высокая корреляция наблюдается между длиной верхней колосковой чешуи и нижней цветковой (в скандинавской и южно-сибирской группах $r > 0.8$, а в северо-сибирской $r = 0.7$), между длинами колосковых чешуй (в южно-сибирской группе $r = 0.88$, в скандинавской $r = 0.81$, а в северо-сибирской $r = 0.63$) и между числом цветков в колоске и его длиной ($r > 0.7$).

На гистограммах распределения коэффициентов ранговой корреляции (см. рисунок) видны различия между географическими группами, главным образом за счет связей между вегетативными и генеративными признаками. Так, общее число скоррелированных признаков самое высокое в северо-сибирской группе (86), немного меньше оно в скандинавской (81), а в южно-сибирской уменьшается до 56. В северо-сибирской группе наблюдается самое высокое число корреляций между вегетативными и генеративными признаками (26), причем они достигают величины 0.7—0.8. Несколько реже такие корреляции наблюдаются у скандинавских растений (20), причем на уровне 0.4—0.5 их число резко сокращается. Более высокие значения коэффициентов корреляции между вегетативными и генеративными признаками в скандинавской группе не встречаются. В южно-сибирской группе скоррелированность между вегетативными и генеративными признаками практически отсутствует.

В скандинавской и особенно в южно-сибирской группах более сильно скоррелированы и генеративные признаки. В южно-сибирской группе с коэффициентом $r > 0.6$ насчитывается 8 признаков. Значительно слабее в этой группе связаны вегетативные признаки. Строгая дифференциация между генеративными и вегетативными признаками в южно-сибирской группе сохраняется даже на уровне $0.5 > r > 0.3$, в то время как в северо-сибирской отмечаются корреляции между вегетативными и генеративными признаками уже на уровне $r > 0.5$. В северо-сибирской группе отмечаются наиболее сильные связи между вегетативными признаками — у 5 из них $r > 0.8$, в то время как в южно-сибирской группе корреляции такого уровня среди вегетативных признаков встречаются лишь один раз. Скандинавская группа по уровню скоррелированности и распределению связанных признаков обнаруживает сходство с южно-сибирской группой.

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты ранговой корреляции ($r \cdot 10^3$) между признаками *Poa glauca* в Скандинавии (выше диагонали, $n = 119$) и северной Сибири (ниже диагонали, $n = 71$)

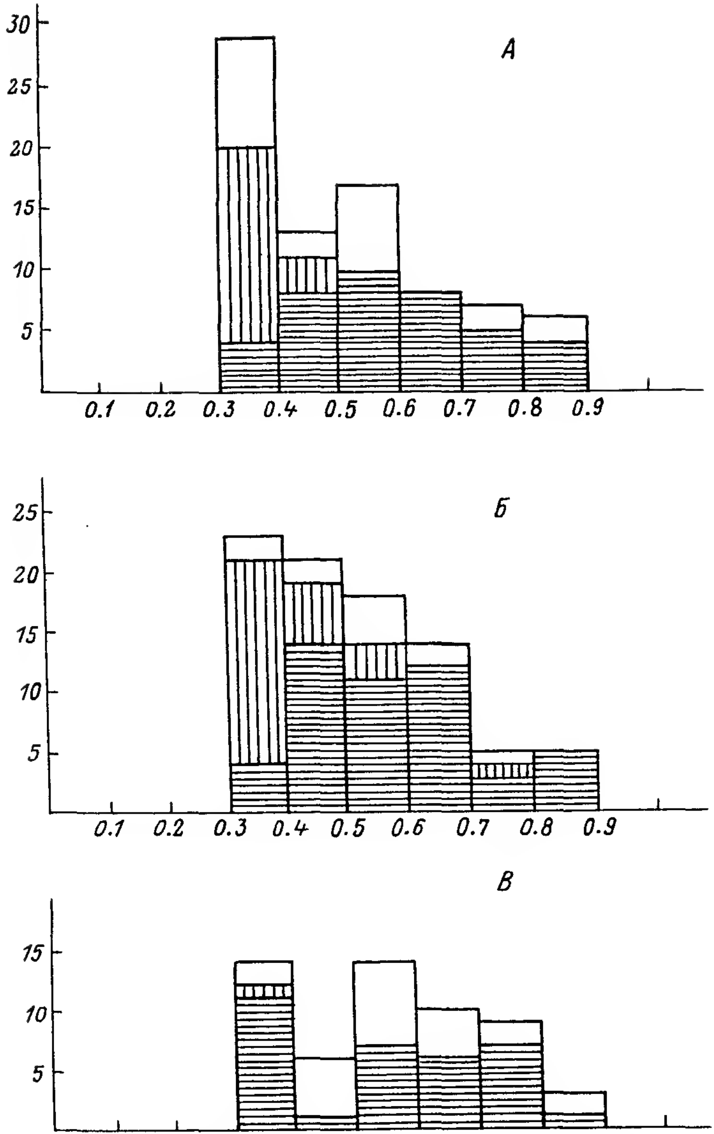
Номер признака	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1	—	873	818	759	724	746		424	670	356	334			395		367		382				
2	853	—	524	688	733	640		409	543					429		450		413			−263	
3	575		—	568	507	626			588					336								
4	802	654	567	—	829	731		504	815	442	505			351		363		386				
5	793	829	457	717	—	661		402	699	402	431			377		347		381				
6	603	442	617	683	506	—		375	671	346						310						
7	−414	−314	−452	−462	−317	−443	—								337				344			
8	623	554	388	699	574	592	−402	—	558	412	434											
9	805	680	560	828	699	627	−459	736	—	532	606			346		398		377				
10	477	574		411	611	311		483	508	—	551											
11	533	639		441	661			469	519	466	—										−326	
12	338	322									329	—	752	340	313	340		324				
13	506	516		372	403			432	488		422	754	—	589	503	588	425	564	454			
14	341		308			437			356				544	—	398	811		828	312			
15		−346									−344			392	—	396	554	367	596			
16		301										334	539	621		—		727	373			
17												390	389		430	420	—		540			
18			346			518		321	319				555	709		566		—				
19															605				—			
20																				—		
21																					—	
22			−341			366					−366											—

Примечание. Здесь и в табл. 4 коэффициенты ранговой корреляции, незначимо отличающиеся от нуля, не приводятся.

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты ранговой корреляции ($r \cdot 10^3$) между признаками *Poa glauca* в южной Сибири ($n = 205$)

Номер признака	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1	—	749	754	761	746	691		517	675		304											−394
2		—		365	500	315		460	331													
3			—	686	598	713			608													
4				—	723	785		540	856		343											
5					—	689		375	581													
6						—	321		615													
7							—		344													
8								—	573	333	369											
9									—		534											
10										—	353											
11											—							−324				
12												—	709									
13													—	615	515	553	421	649	561			
14														—	531	878	368	812	495			
15															—	464	653	541	626			
16																—	379	744	436			
17																	—	414	525			
18																		—	568			
19																						
20																						
21																						
22																						



Распределение коэффициентов ранговой корреляции между признаками *Poa glauca*.

Эколого-географические группы: *А* — скандинавская, *Б* — северо-сибирская, *В* — южно-сибирская. Корреляции: *а* — между вегетативными признаками, *б* — между вегетативными и генеративными признаками, *в* — между генеративными признаками. По осям абсцисс — модуль коэффициента корреляции, |r|; по осям ординат — число связей.

Обсуждение

Берг с соавт. (1973), исследуя влияние стабилизирующего отбора на дивергенцию видов в роде *Veronica*, показали, что независимость от среды выражается прежде всего в стабильности размеров органа или его части, которые не изменяются, несмотря на самые разнообразные изменения условий обитания. Корреляции между признаками организма отражают эту независимость от внешнего мира. При исследовании *Poa glauca* выявили наличие 2 групп скоррелированных морфологических признаков — вегетативных и генеративных, что обеспечивает практическую независимость генеративных признаков от окружающей среды. По-видимому, на изменения среды реагируют лишь вегетативные признаки, а генеративные благодаря скоррелированности и независимости от вегетативных остаются постоянными. Коэффициенты вариации признаков тоже это подтверждают: наиболее варьирующими являются вегетативные признаки, коэффициенты вариации генеративных признаков значительно ниже (табл. 1).

Слабая скоррелированность вегетативных признаков в южно-сибирской группе позволяет им варьировать независимо друг от друга, приспосабливаясь к самым разнообразным условиям гор южной Сибири. Этим, очевидно, объясняется необыкновенное разнообразие форм *Poa glauca* в южной Сибири, наблюдаемое в природе и при визуальном изучении гербарных материалов и подтверждаемое результатами дискриминантного анализа (табл. 1).

Таким образом, результаты исследований указывают на внутривидовую дифференциацию *Poa glauca* по совокупности морфологических признаков и образование на территории Евразии трех эколого-географических рас этого вида. Тем не менее отсутствие четких морфологических различий между ними не позволяет придавать им ранг видов.

Автор выражает глубокую признательность кураторам гербариев БИН РАН (LE), ГБС (МНА), ЦСБС (NS), Алтайского государственного университета (ALTB), Ботанического музея университета Лунда (LD), университетов Упсалы (UPS) и Бергена (BG) за предоставленные материалы, а также А. Г. Боголюбову (БИН РАН) за ценные советы и замечания и В. П. Леонову (Томский государственный университет) за консультации при статистической обработке данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берг Р. Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. 1959. Т. 9. № 2. С. 142—152.

Берг Р. Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // Применение математических методов в биологии. Л., 1964. Вып. 3. С. 23—60.

Берг Р. Л., Калинин О. М., Колосова Л. Д. Сопоставление внутривидовой и межвидовой изменчивости вероник (род *Veronica*) // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34. № 2. С. 216—226.

Леонов В. П. Обработка экспериментальных данных на программируемых микрокалькуляторах. Томск, 1990. 376 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М., 1968. 451 с.

Томский государственный университет

Получено 3 IV 1995

SUMMARY

The morphological differentiation of *Poa glauca* Vahl (*Poaceae*) was studied. The study based on the data of the samples from three geographical races (Scandinavian, North Siberian and South Siberian). 436 plants were measured. The variation of three quantitative and 19 metric characters of stem, leaves, panicle and spikelets was analyzed. The analysis of morphological character variation, correction of structure and discriminant analisis showed that the divergence between three studied races is significant. However, all morphological characters are overlapping and this is an argument against subdivision of *Poa glauca* into three species.

УДК 575.1/.2 : 582.715 (98)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

© И. А. Лавриненко, К. Г. Ткаченко, В. В. Елсаков

ПОПУЛЯЦИОННАЯ И МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДВУХ ВИДОВ РОДА *RHODIOLA* (*CRASSULACEAE*) В УСЛОВИЯХ АРКТИКИ

I. A. LAVRINENKO, K. G. TKACHENKO, V. V. ELSAKOV. POPULATION AND INTERSPECIFIC VARIABILITY OF THE TWO SPECIES OF THE GENUS *RHODIOLA* (*CRASSULACEAE*) IN THE ARCTIC

Приведены характеристики морфологических показателей особей *Rhodiola arctica* и *R. rosea* из 6 популяций, расположенных на арктических территориях европейской части России. Показано, что острова Новой Земли, Вайгач и Колгуев заселены в основном *R. arctica*, а южные гипоарктические тундры материка — *R. rosea*.

Актуальность вопросов сохранения биоразнообразия в Арктике обусловлена, с одной стороны, уязвимостью тундровых экосистем и крайне длительными сроками их восстановления после антропогенных нарушений, с другой — интенсивным развитием в этом регионе нефте- и газодобывающей промышленности. У многих видов сосудистых растений здесь проходит граница ареала. Наряду с этим следует отметить чрезвычайно слабую изученность состояния отдельных популяций сосудистых растений в условиях Арктики, тогда как именно популяционный уровень является одним из ключевых при решении задачи сохранения биоразнообразия.

Отмеченные причины обусловливают необходимость изучения и инвентаризации биоразнообразия арктических экосистем и прежде всего полезных видов растений. Многие виды арктической флоры представляют интерес как источники биологически активных веществ и соответственно могут быть использованы или уже используются в разных отраслях народного хозяйства. Популяции таких видов в наибольшей степени подвержены антропогенному воздействию и сокращению численности в связи с их использованием в качестве лекарственного сырья или как пищевых продуктов.

Нами проведена работа по оценке состояния природных популяций родиолы розовой *Rhodiola rosea* L. и родиолы арктической *R. arctica* Boriss. в условиях арктических экосистем европейской части России. Необходимость данной работы обусловлена широкомасштабным и бесконтрольным истреблением видов этого рода местным населением и различными заготовителями. Сбор корней и корневищ родиолы часто приводит к полному уничтожению популяции в местах естественного произрастания, что может привести в ближайшем будущем к значительной потере генофонда. В связи с этим изучение состояния природных популяций разных видов родиолы в местах естественного произрастания является крайне актуальным в настоящее время.

R. rosea на территории России имеет обширный дизъюнктивный ареал. В европейской части России она распространена на территории Арктики, а также в Двинско-Печерском, Волжско-Камском и других флористических районах, в то время как *R. arctica* — только на Кольском п-ове, островах архипелага Новая Земля, Вайгач и Колгуев.

R. rosea, или золотой корень, — известное и популярное лекарственное растение (Казаринова, 1975; Ким и др., 1975; Саратиков, Краснов, 1987; Соколов, Замотаев, 1990; Сацыперова и др., 1993, и др.). Корни и корневища содержат дубильные вещества пирогалловой группы, антрагликозиды, эфирное масло, органические кислоты, сахара, белки, жиры, воски, стерины, третичные спирты, непредельные соединения, вещества фенольного характера, гликозиды, флавоноиды. Препараты родиолы оказывают стимулирующее, тонизирующее действие, подобно представителям группы женьшеня, и обладают адаптогенными свойствами. Галеновые препараты *R. rosea* малотоксичны. В настоящее время показано, что *R. arctica* может быть использована наравне с *R. rosea* (Краснов, 1988; Сацыперова и др., 1991; Паутова, 1993; Паутова, Лимаренко, 1994, и др.).

Основная цель настоящих исследований — оценка популяционной изменчивости и межвидовой дифференциации *R. arctica* и *R. rosea* в условиях южных и северных

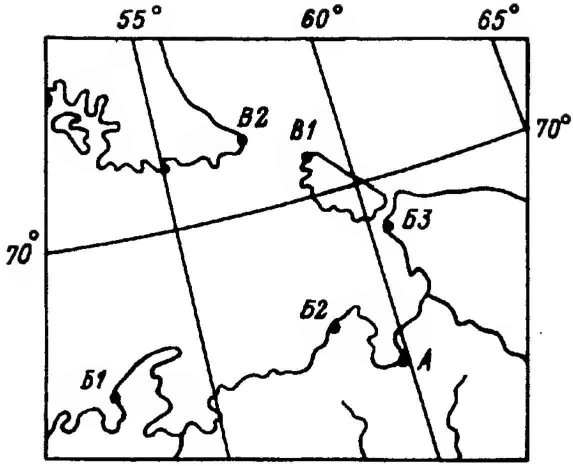


Рис. 1. Места работы экспедиции.

Точки: *А* — устье р. Море-Ю, *Б1* — окр. пос. Тобседа, *Б2* — окр. пос. Варандей, *Б3* — мыс Белый Нос, *В1* — мыс Болванский Нос, *В2* — мыс Меньшикова. Подробное географическое описание точек см. в тексте (*А, Б1, Б2* — *Rhodiola rosea; Б3, В1, В2* — *R. arctica*).

гипоарктических, а также и арктических тундр на территориях перекрытия их ареалов.

В задачи работы входило: а) проведение сравнительного анализа ценопопуляций *R. arctica* и *R. rosea* из географически изолированных растительных сообществ в условиях южных и северных гипоарктических и арктических тундр, б) анализ состояния природных популяций двух видов рода родиолы.

Решение данных задач является первым этапом организации мониторинговых наблюдений за изменением состояния популяций данных видов рода *Rhodiola* в условиях Арктики в связи с возрастанием антропогенного влияния на их слабо конкурентоспособные популяции.

Материалы и методы

Сбор материала проводили в 6 географических пунктах тундровой зоны (рис. 1).

А. Подзона южных гипоарктических тундр, устье р. Море-Ю, 68°21′ с. ш., 59°45′ в. д. Приморская равнина, выположенная долина р. Море-Ю в районе бывшей рыбной базы; левый берег реки, в 5 км от устья, пологобугорковато-кочковатое и неявнобугорковатое плато.

Б1. Подзона северных гипоарктических тундр, окр. пос. Тобседа (в 1 км к востоку), 68°26′ с. ш., 52°18′ в. д. Выположенная приморская бугорковато-западинная равнина с кочками, озерная пойма.

Б2. Подзона северных гипоарктических тундр, окр. пос. Варандей (между пос. Варандей и аэропортом, около 1 км от берега моря), 68°49′ с. ш., 58°05′ в. д. Пологая приморская равнина, плоскобугорковато-кочковатая, изредка с микромочажинами.

Б3. Подзона северных гипоарктических тундр, северная оконечность Югорского п-ова, мыс Белый Нос, 69°36′ с. ш., 60°13′ в. д. Окрестности полярной станции Белый Нос. Плоскобугристая тундра с выходами скальных пород.

В1. Подзона арктических тундр, северная оконечность о-ва Вайгач, мыс Болванский Нос, 70°28′ с. ш., 59°03′ в. д. Популяция родиолы расположена на морской террасе, в срединной части выположенного мезосклона.

В2. Подзона арктических тундр, о-в Южный архипелаг Новая Земля, мыс Меньшикова, 70°42′ с. ш., 57°37′ в. д. Морская терраса, выположенный пятнисто-плоскобугорковатый мезосклон (уклон 1—2°) с гравием, срединная часть.

В точках *А, Б1, Б2* собирали *R. rosea*, в точках *Б3, В1* и *В2* — *R. arctica*.

При оценке изменчивости признаков в пределах ценопопуляций изученных видов родиолы использовали методы, принятые в популяционной биологии (Ценопопуляции..., 1976, 1988; Динамика..., 1985; Яблоков, 1987; Жизнеспособность..., 1989). В пределах каждой ценопопуляции анализировали не менее 20 репродуктивных особей. Морфологические исследования выбранных диагностических признаков проводили только на репродуктивных побегах. Статистическую обработку данных проводили с использованием пакетов прикладных программ для персонального компьютера.

Результаты и их обсуждение

Особи *R. rosea* в точке *А* находятся на значительном расстоянии друг от друга — от 2—3 до 15 м; они характеризуются малым числом побегов (1—4), корневищем, неглубоко погруженным в почву и имеющим малое число боковых корней; растения приурочены к среднезаболоченному грунту, не поднимаются на вершины микробугорков, но и не произрастают на заливаемых участках.

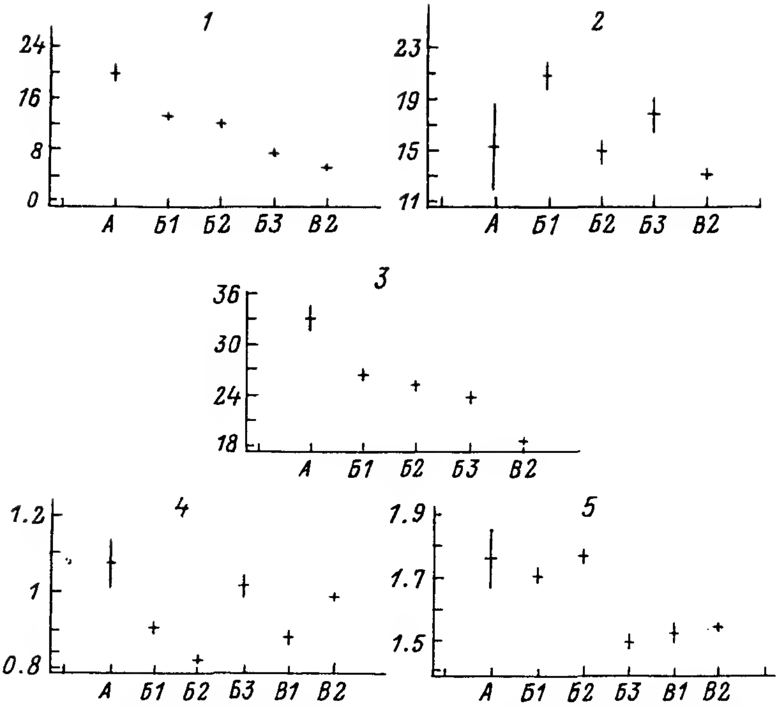


Рис. 2. Внутрипопуляционная изменчивость морфологических показателей видов рода *Rhodiola* по географической трансекте.

По осям абсцисс — исследованные популяции. По осям ординат — *1* — высота генеративного побега, см; *2* — число цветков на побеге, шт.; *3* — число листовых пластинок на генеративном побеге, шт.; *4* — ширина листовых пластинок на генеративном побеге, см; *5* — индекс листовой пластинки на генеративном побеге. В точке *В1* первые три признака не учитывали.

Особи *R. rosea* в точках *Б1* и *Б2* имеют сходные характеристики с таковыми в пункте А, число побегов достигает 4—5 на особь. Степень заболоченности почвы сильно варьирует, однако можно отметить общее тяготение растений родиолы к более влажным экотопам.

Места произрастания *R. arctica* в точке *Б3* приурочены к верхним частям обрывистых берегов северной оконечности Югорского п-ова. Особи родиолы развивают значительное число побегов (до 10—15) и располагаются на расстоянии 1—5 м друг от друга, имеют достаточно развитые корневища, в силу произрастания на каменистом грунте часто распростертые и несущие значительное число боковых корней. Эдафические условия экотопов значительно отличаются от предыдущих, и сильно заболоченных участков практически не встречается. Родиола здесь тяготеет к микро- и нанопонижениям с более оптимальными для нее условиями увлажнения.

R. arctica в точке *В1* характеризуется приуроченностью, как и в предыдущем случае, к нано- и микрозападинам, а также более плотным размещением куртин — от 0.5 до 2—3 м друг от друга. Особи отличаются большим числом побегов (до 20—25 и более), имеют подушковидную форму, хорошо сформированные плагиотропные залегающие неглубоко (3—10 см) корневища.

R. arctica в экстремальных условиях в точке *В2* имеет ряд специфических черт как в отношении биоморфологических показателей, так и экотопической приуроченности растений. Особи родиолы характеризуются большим числом низкорослых, прижатых к земле побегов (до 30—50), существуют исключительно в виде подушек (до 10 см выс. и до 40—50 см в диам.), которые в значительной мере (до 90 %) состоят из отмерших частей. Корневища отличаются плагиотропным ростом, при этом длина отдельных боковых придаточных корней достигает 50—70 см. Растения родиолы в данных условиях предпочитают местообитания с достаточно богатой органическими соединениями почвой, исключения не составляли и антропогеннонарушенные участки. Наблюдения показали, что в условиях высокоширотной Арктики родиола может выступать в роли апофитного вида, поскольку мы неоднократно отмечали ее значительное обилие на нарушенных территориях, связанных с деятельностью человека.

Для анализа географической изменчивости морфологических признаков мы использовали объединенную выборку *R. rosea* и *R. arctica* (*А*, *Б1*, *Б2*, *Б3*, *В1*, *В2*).

Высота генеративного побега. При анализе данного признака по географической трансекте на объединенной выборке (*А*, *Б1*, *Б2* — *R. rosea*; *Б3*, *В1*, *В2* — *R. arctica*) выявлено наличие направленной изменчивости абсолютных значений этого показателя при продвижении от южных до арктических тундр (рис. 2, *1*; табл. 1). Уменьшение

ТАБЛИЦА 1

Данные статистической обработки морфологических показателей видов *Rhodiola rosea* L. (точки *А*, *Б1* и *Б2*) и *R. arctica* (точки *Б3*, *В1* и *В2*)

Признак	Географическая точка*	Объем выборки *n*	Среднее $\bar{x}$	Стандартная ошибка $E\bar{x}$	Минимальное значение	Максимальное значение	Стандартное отклонение *X*
Высота растения, см	*А*	19	20.0	1.17	11.1	28.5	5.13
	Б1	81	13.3	0.25	7.4	19.3	2.27
	Б2	130	12.1	0.23	7.0	20.3	2.72
	Б3	54	7.3	0.24	4.1	11.4	1.77
	В2	427	5.1	0.07	2.0	11.0	1.58
Число цветков на побеге, шт.	*А*	19	15.2	3.30	1.0	50.0	14.40
	Б1	81	20.7	1.10	5.0	42.0	9.86
	Б2	130	14.7	0.93	1.0	74.0	10.60
	Б3	54	17.6	1.28	1.0	53.0	9.41
	В2	427	12.7	0.38	1.0	49.0	7.90
Число листовых пластинок на побеге, шт.	*А*	16	33.0	1.58	16.0	40.0	6.35
	Б1	81	26.3	0.60	8.0	37.0	5.41
	Б2	129	24.9	0.37	16.0	38.0	4.28
	Б3	53	23.5	0.63	15.0	37.0	4.60
	В2	425	18.3	0.22	3.0	35.0	4.66
Длина листовой пластинки, см	*А*	18	1.9	0.13	1.2	3.2	0.57
	Б1	81	1.5	0.02	1.0	2.2	0.24
	Б2	130	1.4	0.02	1.0	2.3	0.26
	Б3	47	1.5	0.03	1.2	2.9	0.25
	В1	63	1.3	0.01	0.8	1.6	0.15
	В2	513	1.5	0.01	1.0	2.8	0.25
Ширина листовой пластинки, см	*А*	18	1.07	0.06	0.7	1.6	0.27
	Б1	81	0.90	0.01	0.6	1.3	0.13
	Б2	128	0.82	0.01	0.5	1.4	0.14
	Б3	47	1.02	0.02	0.8	2.0	0.18
	В1	63	0.88	0.01	0.6	1.2	0.14
	В2	513	0.98	0.00	0.6	1.8	0.18
Индекс листовой пластинки	*А*	18	1.76	0.08	1.3	2.6	0.38
	Б1	81	1.70	0.02	1.0	2.2	0.20
	Б2	128	1.76	0.02	1.2	2.5	0.23
	Б3	47	1.48	0.02	1.0	1.7	0.16
	В1	63	1.51	0.02	1.0	2.1	0.22
	В2	513	1.53	0.00	0.8	2.7	0.20

Примечание. * — в точке *В1* первые три признака не учитывали.

средних величин высоты побега сопровождалось отчетливым уменьшением варьирования признака в пределах популяции. Проведение дисперсионного анализа по оценке влияния географической локализации на изменчивость данного признака показало, что 15.3 % от общего варьирования этого показателя обусловлено именно географической изменчивостью (табл. 2). Таким образом, при продвижении на север по мере возрастания суровости климатических условий или длительности периода низких температур у изученных видов рода *Rhodiola* наблюдается значительное и достоверное снижение высоты генеративного побега. Наряду с этим наблюдается значительное уменьшение размаха изменчивости по этому показателю.

Число цветков на побеге (рис. 2, *2*; табл. 1). Во всех изученных популяциях родиолы, за исключением новоземельской (*B2*), этот показатель характеризовался высокой степенью внутрипопуляционной изменчивости, что обусловило отсутствие выраженной его направленности при продвижении на север. Тем не менее можно отметить, что минимальными значениями как абсолютной величины, так и амплитуды варьирования (размах изменчивости) характеризовалась популяция *R. arctica* с Новой Земли. Полученные результаты свидетельствуют о том, что, по-видимому, определяющим фактором изменчивости данного признака является специфика экологической ниши и лишь при приближении к крайним точкам ареала наблюдается достаточно резкое снижение значений этого показателя.

Число листовых пластинок на генеративном побеге (рис. 2, *3*; табл. 1). При оценке географической изменчивости данного признака в пределах объединенной выборки установлены изменения, сходные с таковыми при анализе высоты побега, — направленная изменчивость по географической трансекте при продвижении на север (уменьшение числа листовых пластинок), размах изменчивости существенно снижается

ТАБЛИЦА 2

Дисперсионный анализ изменений основных морфологических признаков у видов рода *Rhodiola*, произрастающих в условиях Арктики

Признак	Источники изменения	Сумма отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критерий Фишера	Уровень значимости
Высота побега	Между группами	10935.6	4	2733.9	625.2	0.000
	Внутри групп	3087.1	706	4.4		
	Всего	140022.7	710			
Число цветков в соцветии	Между группами	4949.2	4	1237.3	15.2	0.00
	Внутри групп	57224.5	704	81.2		
	Всего	62173.7	708			
Число листовых пластинок	Между группами	9964.6	4	2491.2	111.3	0.00
	Внутри групп	15643.3	699	22.4		
	Всего	25607.9	703			
Длина листовой пластинки	Между группами	5.3	5	1.1	15.6	0.00
	Внутри групп	57.3	846	0.1		
	Всего	62.7	851			
Ширина листовой пластинки	Между группами	3.7	5	0.7	24.6	0.00
	Внутри групп	25.6	844	0.0		
	Всего	29.3	849			
Индекс листовой пластинки	Между группами	7.8	5	1.6	33.5	0.00
	Внутри групп	39.1	844	0.0		
	Всего	46.9	849			

Примечание. Анализ высоты побега сделан по подзонам, все остальные признаки проанализированы по географическим точкам.

только в условиях арктических тундр. Это особенно отчетливо видно для *R. arctica* в точке *В2*.

Длина и ширина листовой пластинки (рис. 2, *4*; табл. 1). Наибольший размах изменчивости длины и ширины листовой пластинки у *R. rosea* отмечен только для точки *А* — подзоны южных гипоарктических тундр. Для *R. arctica*, наоборот, по этим признакам отмечена незначительная изменчивость.

Индекс листовой пластинки (рис. 2, *5*; табл. 1). По данному показателю все изученные ценопопуляции достаточно четко разделяются на 2 группы. В пределах первой группы (*А—Б2*) среднее значение индекса варьирует от 1.70 до 1.76, в то время как во второй группе (*Б3—В2*) — от 1.49 до 1.53. Наибольший размах изменчивости этого признака выявлен у *R. rosea* в популяции из устья р. Море-Ю (точка *А*), наименьший — у *R. arctica* в новоземельской популяции (точка *В2*).

Учитывая тот факт, что индекс листовой пластинки имеет таксономическую значимость, можно с достаточной очевидностью на основании представленного материала провести четкую грань между *R. rosea* и *R. arctica*: в точках *А—Б2* произрастает только *R. rosea*, в точках *В1* и *В2* — только *R. arctica*, а точка *Б3* является зоной интрогрессии этих двух видов.

Взаимосвязи между признаками (табл. 3). Анализ корреляций между значениями изученных признаков показал наличие существенных ($r > 0.5$) и достоверных взаимосвязей между высотой побега и числом лиственных пластинок на нем ($r = 0.66$) и между длиной и шириной листовой пластинки ($r = 0.69$). Отмеченные корреляции относятся к широко известным морфогенетическим.

В данной работе мы подтверждаем существование двух самостоятельных видов — *R. rosea* и *R. arctica*, как это и приводится во «Флоре СССР» (Борисова, 1939). Данный регион интересен тем, что в пределах этой территории оба вида имеют наложение ареалов и отмечается интрогрессия видов (в значительной степени это отражается в значениях индекса листовой пластинки), что в свою очередь может вызвать, а скорее всего и вызывает, образование межвидовых гибридов.

ТАБЛИЦА 3

Корреляционная матрица между основными морфологическими признаками видов рода *Rhodiola* в условиях Арктики

Признак, η^2	Высота побега	Число цветков	Число листовых пластинок	Длина листовой пластинки	Ширина листовой пластинки	Индекс листовой пластинки
Высота побега	1.000 0.000	0.3905 0.000	0.6604 0.000	0.3468 0.000	0.0148 0.6995	0.4071 0.000
Число цветков		1.000 0.000	0.1680 0.000	0.4351 0.000	0.3175 0.000	0.1345 0.004
Число листовых пластинок			1.000 0.000	0.2094 0.000	−0.0501 0.1920	0.3292 0.000
Длина листовой пластинки				1.000 0.000	0.6867 0.000	0.3280 0.000
Ширина листовой пластинки					1.000 0.000	−0.4428 0.000
Индекс листовой пластинки						1.000 0.000

Примечание. η^2 — показатель силы влияния. По каждому признаку: в верхней строке — значение коэффициента корреляции, в нижней — уровень значимости (достоверны при 0.1 %). Объем выборки — 680. Подчеркнуты наиболее высокие значения коэффициента корреляции.

Заключение

На основании проведенного анализа материала по популяционной изменчивости *Rhodiola rosea* L. и *R. arctica* Boriss. в условиях Арктики можно сделать следующие выводы.

1. Острова Новой Земли, Вайгач и Колгуев заселены в основном *Rhodiola arctica*, в то время как *R. rosea* приурочен преимущественно к южным тундрам материка. Это подтверждает точку зрения, высказанную А. Г. Борисовой еще в 1939 г.

2. Два исследованных вида родиолы различаются по таким морфологическим показателям, как высота генеративного побега, число листьев на побеге, размеры листовых пластинок и их индекс.

3. Хорошим индикатором для разграничения *R. rosea* и *R. arctica* может служить такой показатель, как индекс листовой пластинки генеративных побегов. Для *R. rosea* средние значения индекса в пределах изученных популяций варьируют от 1.70 до 1.76, а для *R. arctica* — от 1.48 до 1.53.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова А. Г. Семейство толстянковых — *Crassulaceae* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 9. С. 8—39.

Динамика ценопопуляций растений / Отв. ред. Т. И. Серебрякова. М., 1985. 207 с.

Жизнеспособность популяций: Природоохранные аспекты / Под ред. М. Сулея. М., 1989. 224 с.

Казаринова Н. В. Вопросы биологии и экологии родиолы розовой на Алтае (хребет Холзун): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1975. 17 с.

Ким Е. Ф., Днепровский Ю. М., Юманова Т. П. Содержание и динамика накопления салидрозида у родиолы розовой Семинского хребта в связи с интродукцией // Исследование лекарственных препаратов природного и синтетического происхождения. Томск, 1975. С. 7—8.

Краснов Е. А. Фармакохимическое изучение и возможности использования в медицине растений семейства толстянковых // Вторая Респ. конф. по мед. ботанике. Киев, 1988. С. 263.

Паутова И. А. Онтогенез и возможность интродукции в Санкт-Петербург видов рода *Rhodiola* L., перспективных для использования в пищевой и фармацевтической промышленности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1993. 18 с.

Паутова И. А., Лимаренко А. Ю. Сравнительная оценка некоторых фармакологических свойств спиртовых настоек из *Rhodiola rosea* L., *Rh. arctica* Boriss., *Rh. linearifolia* Boriss. // Химия и технология лекарственных веществ: Матер. Всерос. науч. конф. СПб., 1994. С. 109.

Саратиков А. С., Краснов Е. А. Родиола розовая — ценное лекарственное растение (золотой корень). Томск, 1987. 254 с.

Сацыперова И. Ф., Куркин В. А., Запесочная Г. Г., Паутова И. А. Химическое исследование корневищ *Rhodiola arctica* Boriss., интродуцированной в Ленинградскую область // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27. Вып. 4. С. 55—60.

Сацыперова И. Ф., Паутова И. А., Куркин В. А., Запесочная Г. Г. Биологически активные вещества корневищ *Rhodiola rosea* L., интродуцированной в Ленинградскую область // Раст. ресурсы. 1993. Т. 29. Вып. 2. С. 26—31.

Соколов С. Я., Замотаев И. Б. Справочник по лекарственным растениям (фитотерапия). М., 1990. 427 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
Сыктывкар
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 II 1997

SUMMARY

Changes in general morphological parameters such as the height of the stem (sprout, shoot, sucker) from the south to the north of the Arctic are shown. The number of flowers on the sprouts shows the largest interpopulational variability. The number of leaves on generative shoot also varies greatly. The length and width of the leaf display only local variability. Populations of south tundra have more variable leaf index than those of arctic tundra. *Rhodiola rosea* grows in mainland's part of the natural habitat and *Rh. arctica* Boriss. is found in Novaya Zemlja, in the subzone of the northern hypoarctic tundra, territory of the zone of introgression of these two *Rhodiola* species.

УДК 634.776.4 (470.324) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

© Е. В. Печенюк, Н. А. Радькова

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ *TRAPA NATANS* (*TRAPACEAE*) В ПОЙМЕННОМ ВОДОЕМЕ РЕКИ ХОПЁР

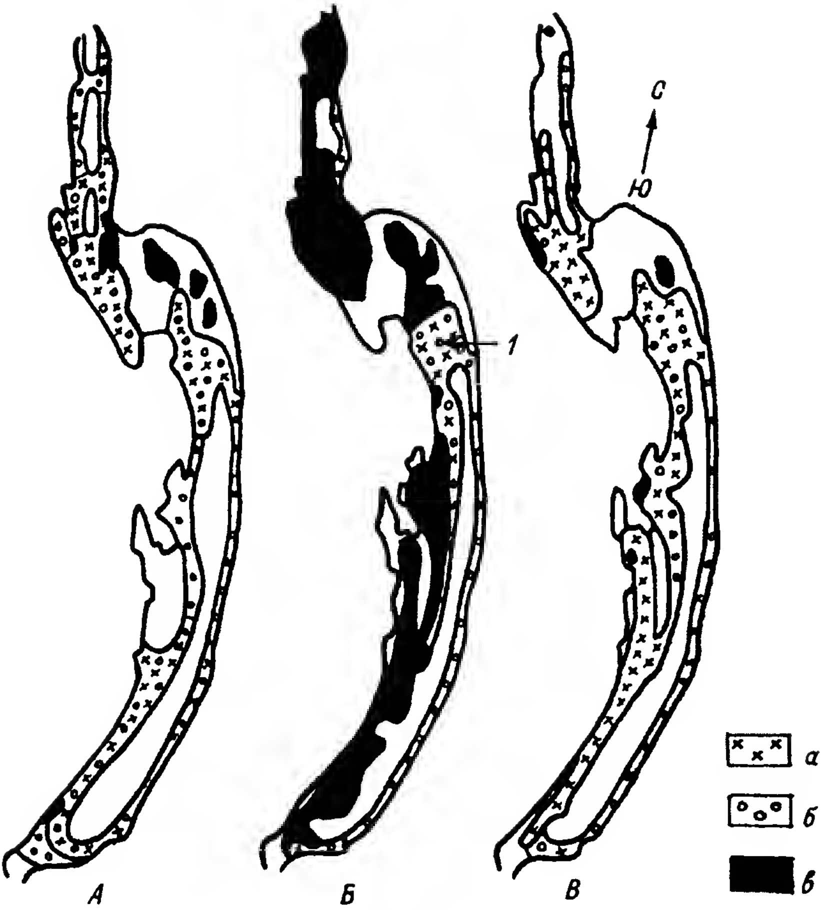
E. V. PECHENYUK, N. A. RADKOVA. RESTORATION OF THE POPULATION OF *TRAPA NATANS* (*TRAPACEAE*) IN THE FLOOD-PLANE LAKE OF THE KHOPER RIVER

Приведены сведения о восстановлении численности *Trapa natans* из семенных банков в одном из пойменных водоемов Хопра после нескольких лет депрессии численности в одних местообитаниях и полного отсутствия — в других.

Рогульник плавающий *Trapa natans* L. (водяной орех, чилим) имеет обширный, но постоянно сокращающийся ареал, в связи с чем он внесен в Красные книги всех рангов (Красная..., 1975; Красная книга СССР, 1984; Красная книга РСФСР, 1988, и др.). Несмотря на сведения о новых местонахождениях (Самарина и др., 1992а; Бредихин, Хлызова, 1995; Двуреченский и др., 1995), перечень мест, где *T. natans* был обычен, но сократился по численности или исчез, приводится почти во всех последних сообщениях, посвященных этому виду (Самарина и др., 1992б; Кагало, Сычак, 1995; Шилов, 1995, и др.).

В Хопёрском государственном природном заповеднике (ХГПЗ) *T. natans* в настоящее время отмечен в 8 водоемах. В 3 из них (озерах Большое Голое, Малое Голое, Чиганак) мы его находили при каждом обследовании, хотя в последнем численность вида падала до единичных особей. В 2 озерах (Серебрянке Удельной и Серебрянке Городской) *T. natans* в отдельные годы исчезает, затем вновь появляется. В оз. Ореховском вид образовывал большие заросли до организации заповедника, в 1940-х гг. занимал площадь 5500 м² (Красовская, 1959), к началу 1970-х гг. значительно сократился по численности (Печенюк, 1982) и с 1987 г. отсутствовал из-за распространения на его последние местообитания телореза обыкновенного *Stratiotes aloides* L. В 1994 г. *Trapa natans* (4 особи) вновь появился в связи с нарушением сплошного покрова *Stratiotes aloides* высоким весенним паводком. Новые местонахождения *Trapa natans* в ХГПЗ — притеррасные, постоянно посещаемые людьми водоемы Ульяновское и Фатеево. В первом из них вид найден в 1990 г., периодически исчезает и вновь появляется в количестве 10—40 особей, плодоносит. Во втором обнаружены в 1994 г. 5 особей, в 1995 г. вид отсутствовал. Нет сомнения в том, что в эти водоемы *T. natans* перенесен людьми из близлежащих озер Большое Голое и Чиганак.

Сведения о пульсирующем характере колебаний численности *T. natans* имеются и по Хопёрскому заповеднику (Печенюк, Радькова, 1995), и по Рязанской обл. (Самарина и др., 1992а), причины этого не выяснены или носят характер предположений. В настоящем сообщении мы описываем процесс восстановления численности *T. natans* в одном из пойменных водоемов ХГПЗ — оз. Малое Голое, расположенном около основания надпойменной террасы р. Хопёр в 0.4—0.8 км от русла. Озеро имеет вытянутую форму, обрывистые, но невысокие берега, площадь около 4.06 га, выровненное дно с небольшими (около 2 м) глубинами и песчаными или слабо заиленными грунтами. Уровень воды в озере поддерживается родниками, существует постоянный



Зарастание оз. Малое Голое.

Годы: *А* — 1976, *Б* — 1991, *В* — 1996. Виды: *а* — *Trapa natans*, *б* — *Nuphar lutea*, *в* — *Stratiotes aloides*. *1* — исследованиое местонахождение *Trapa natans* (см. табл. 1). Масштабная линейка — 100 м.

сток через протоку в соседнее оз. Большое Голое, степень зарастания высшими водными растениями довольно значительна.

В оз. Малое Голое *T. natans* был перенесен из оз. Ореховское в 1939 г. С. А. Красовской (1940); его присутствие в оз. Малое Голое в 1947—1948 гг. подтверждено С. И. Машкиным (1959), отмечен он и в начале 1970-х гг. (Печенюк, 1982). В 1973—1976 гг. *T. natans* встречался единичными особями и скоплениями в поясе кубышки желтой *Nuphar lutea* (L.) Smith., занимавшем около 39 % площади водоема (см. рисунок, *А*). В те же годы в оз. Малое Голое присутствовали небольшие заросли *Stratiotes aloides* (около 4 % площади водоема), которые с начала 1980-х гг. начали быстро разрастаться, вытесняя *Nuphar lutea* и *Trapa natans*, и к 1991 г. занимали около 37 % площади водоема (см. рисунок, *Б*). В 1986 г. *T. natans* встречался в небольшом количестве в поясе *Nuphar lutea* вдоль восточного берега водоема и сохранил высокое обилие (проективное покрытие в среднем 50, в скоплениях до 85 %) только в местообитании *1* (см. рисунок, *Б*) — описание этого сообщества в 1986 г. и в последующие годы приведено в табл. 1. В 1986 г. на 1 $м^2$ этого фитоценоза встречалось 11—14 розеток листьев *Trapa natans*, которые достигали 50 см в диам.; плодоношение было обильным. Начиная с 1987 г. на этом участке водоема почти ежегодно проводилось измерение диаметра розеток листьев *T. natans*, подсчет его плодов — отдельно крупных, зрелых или в стадии, близкой к созреванию, и мелких, вероятность созревания которых до конца вегетационного периода была сомнительна. Результаты этих измерений представлены в табл. 2.

Хорошее состояние *T. natans* в оз. Малое Голое сохранилось в 1987 и 1988 гг. — проективное покрытие вида достигало в скоплениях 80—95, в среднем — 50—70 %, розетки листьев были крупными и плодоношение было довольно обильным. В 1989 г. произошло резкое снижение численности вида в этом участке водоема (табл. 1), но возле западного берега озера обилие *T. natans* оставалось высоким (6—11 особей на 1 м^2), жизненное состояние было хорошим (табл. 2). В последующие годы падение численности стало повсеместным и сопровождалось снижением жизненности особей (табл. 1, 2). В 1990—1993 гг. было обнаружено всего около 30 особей *T. natans*, плодоношение практически отсутствовало.

Гидроклиматические условия 1990—1993 гг. были очень разными: летние месяцы 1990 и 1993 гг. были холодными, с большим количеством осадков, что обусловило высокое обводнение пойменных водоемов. Лето 1991 г. было теплее обычного, а лето 1992 г. — теплым и засушливым, уровень воды в озерах был значительно ниже обычного. Но разница в гидроклиматических условиях смежных лет не отразилась на состоянии *T. natans* в оз. Малое Голое: в эти годы он имел низкую численность и низкую жизненность. В других водоемах ХГПЗ в эти же годы численность и состояние *T. natans* было различным: плохим в оз. Чиганак, от полного отсутствия в 1990 г. до очень хорошего состояния в 1992 г. в озерах Серебрянке Городской и Серебрянке Удельной, в оз. Большое Голое шел процесс восстановления численности после депрессии 1989 г. до больших зарослей и высокой жизненности в 1993 г. (Печенюк, Радькова, 1995).

ТАБЛИЦА 1

Проективное покрытие *Trapa natans* и других гидрофитов на местообитании *1* (см. рисунок) оз. Малое Голое в разные годы, %

Вид	1986 18 VIII	1987 9 IX	1989 23 VIII	1990 27 VIII	1991 22 VIII	1992 16 VII	1993 11 VII	1994 19 VII	1995 28 VIII	1996 27 VIII
Trapa natans L.	50	70	3	1	+	+	+	+	55	55
Ceratophyllum demersum L.	80	80	100	30	50	90	40	+	+	95
C. pentacanthum Haynald	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+
Hydrocharia morsus-ranae L.	+	+	+	5	+	+	3	+	+	3
Lemna gibba L.	+	+	+	20	+	+	10	0	0	+
L. minor L.	+	+	0	+	+	+	30	+	0	+
L. trisulca L.	+	+	0	+	+	+	12	+	+	+
Myriophyllum verticillatum L.	+	1	+	0	+	0	+	0	0	0
Nuphar lutea L.	40	35	35	25	35	27	32	25	35	10
Potamogeton compressus L.	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0
P. friesii Rupr.	0	0	0	0	0	+	+	0	0	0
P. natans L.	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
P. perfoliatus L.	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0
P. trichoides Cham. et Schlecht.	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0
Salvinia natans (L.) All.	+	+	1	2	0	+	3	0	+	+
Sparganium emersum Rehm.	+	+	0	0	+	0	0	0	+	0
Spirodela polyrhiza (L.) Schleid.	1	+	5	40	20	+	20	+	+	15
Stratiotes aloides L.	+	0	0	1	1	5	22	+	+	+
Utricularia vulgaris L.	0	+	+	0	0	0	0	0	0	0
Wolffia arrhiza (L.) Horkel ex Wimm.	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0

Примечание. «+» — менее 1 %.

В 1994 г. на р. Хопёр произошло самое высокое за последние 40 лет весеннее половодье (758 см над летним уровнем) очень большой продолжительности (87 дней), в результате которого из пойменных водоемов, в том числе и из оз. Малое Голое, были вынесены большие массивы *Stratiotes aloides* и роголистника погруженного *Ceratophyllum demersum* L. *Stratiotes aloides* остался небольшими скоплениями около берегов, площадь его зарослей в оз. Малое Голое не превышала 100 м^2, отдельные особи отмечались в сообществах других гидрофитов. На освободившихся местообитаниях встречались единичные особи *Nuphar lutea*, ежеголовки всплывшей *Sparganium emersum* Rehm, появились отдельные растения *Trapa natans*. Состояние водяного ореха на местообитании *1* осталось прежним: низкое (менее 1 %) проективное покрытие, мелкие розетки листьев, почти полное отсутствие плодоношения (табл. 1, 2).

В 1995 г. *Trapa natans* в оз. Малое Голое массово развивался на всех местообитаниях, ранее занятых *Stratiotes aloides*, образуя заросли с проективным покрытием от 55 до 95 %. Диаметр розеток листьев и число крупных плодов достигли высоких величин (табл. 2). Улучшилось состояние и увеличились размеры зарослей *Trapa natans* в озерах Серебрянке Удельной и Серебрянке Городской, в оз. Большое Голое он занял освободившиеся от *Stratiotes aloides* участки, в оз. Ореховском обнаружено около 10 особей *Trapa natans*, в оз. Чиганак он остался в угнетенном состоянии. В 1996 г. в оз. Малое Голое *T. natans* занял все местообитания, которые занимал в семидесятые годы, — 41 % от площади водоема (см. рисунок, *В*). Проективное покрытие его достигало 50—90 %, он встречался почти во всех сообществах гидрофитов. Несмотря на то что по сравнению с 1995 г. диаметр розеток листьев и число плодов на одну розетку несколько уменьшились (табл. 2), его состояние можно считать хорошим.

Приведенные материалы показывают, что однократное обследование водоемов с *Trapa natans* не дает представления об истинном состоянии его ценопопуляций, очень изменчивом в различные годы, которое можно оценить только при многократных осмотрах. Колебания численности и жизненного состояния *Trapa natans*, размеров зарослей и их расположения в водоемах очень велики и могут зависеть от изменения фитоценотической обстановки в водоеме и от еще не выясненных причин. Описанное резкое увеличение численности *Trapa natans* может быть в данном случае объяснено только прорастанием плодов из семенных банков, хранившихся в грунте озера и сформировавшихся в годы массового плодоношения вида.

Можно предположить, что возобновление *T. natans* из семенных банков возможно лишь при определенном нарушении поверхностного слоя грунта. В 1994 г., несмотря

ТАБЛИЦА 2

Жизненное состояние *Trapa natans* в оз. Малое Голое в разные годы

Показатели	1987	1988	1989	1990	1992	1994	1995	1996
Число измеренных розеток	62	33	100	31	24	50	250	150
Диаметр розеток, см								
минимальный	20	25	16	8	10	9	21	18
максимальный	43	48	47	29	24	31	63	48
средний	31	34	30	16	16	20	38	30
Доля плодоносящих розеток, %	100	100	100	61	75	16	100	99
Число крупных плодов на 1 розетку								
максимальное	5	11	7	0	1	0	9	7
среднее	2.5	5.0	2.4	0	0.1	0	3.4	2.1
Число мелких плодов на 1 розетку								
максимальное	12	18	13	8	6	5	10	5
среднее	6.4	7.7	6.0	4.4	2.3	0.4	5.2	2.1

на вынос потоками талой воды *Stratiotes aloides*, поверхность грунта на ранее занятых им участках была частично закрыта его отмершими листьями, что свидетельствует о слабой нарушенности поверхности данного грунта половодьем и объясняет малое число всходов *Trapa natans*, появившихся на освободившихся местообитаниях. К тому же, из-за высокого обводнения озер в 1994 г. прогревание столба воды и грунта было слабым. Только в следующем 1995 г. при повторном нарушении поверхности грунта половодьем произошла вспышка численности *T. natans*.

Это предположение можно проверить, продолжая стационарные наблюдения за состоянием ценопопуляций *T. natans* в различных водоемах в течение многих лет. Необходимо уточнить роль других гидрофитов, произрастающих совместно с *T. natans* и образующих высокое проективное покрытие (*Nuphar lutea*, *Ceratophyllum demersum* и др.). Пульсация численности, видимо, является естественной для *Trapa natans*, и длительное сохранение плодов в состоянии покоя в грунте водоема — приспособление для переживания периодов, неблагоприятных для его развития. Необходимы повторные периодические обследования водоемов, в которых когда-либо был обнаружен этот редкий вид, поскольку восстановление его ценопопуляций из семенных банков возможно и через несколько лет его полного отсутствия.

Несколько слов необходимо сказать о способах расселения *T. natans* по водоемам. Не исключая вероятности переноса его плодов течением в руслах рек (Двуреченский и др., 1995), мы сомневаемся в том, что тяжелые плоды могут быть перенесены половодьем по пойме из одного водоема в другой. По крайней мере в ХГПЗ все новые местонахождения *T. natans* имеют антропогенное происхождение.

Обследование окружающих ХГПЗ территорий показало, что *T. natans* отсутствует не только в древних старицах Хопра на второй надпойменной террасе, о чем писал Н. Н. Цвелев (1988), но и в пойменных водоемах Хопра выше и ниже ХГПЗ, в поймах ближайших к заповеднику притоках Хопра (Печенюк, 1990). Таким образом, на Хопёрском заповеднике лежит ответственность за сохранение этого вида в северо-восточной части Воронежской обл., что подтверждает необходимость постоянного мониторинга состояния ценопопуляций *T. natans* в водоемах ХГПЗ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бредихин А. А., Хлызова Н. Ю. Распространение водяного ореха и вопросы его охраны в водоемах бассейна Среднего Дона // Флора Центральной России: Матер. Рос. конф. М., 1995. С. 108—110.

Двуреченский В. Н., Григорьевская А. Я., Радыгина В. И. Новые сведения об ареале и экологии водяного ореха в Центрально-Черноземном регионе // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов. М., 1995. С. 151—153.

Кагало А. А., Сычак Н. Н. Видовой состав и охрана гидрофитона Центрального Подолья (Украина) // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995. С. 41—43.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1975. 204 с.

Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 2-е изд. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Красовская С. А. Список высших растений Хопёрского заповедника // Тр. Хопёрск. гос. заповедника. Воронеж, 1940. Вып. 1. С. 284—343.

Красовская С. А. Динамика зарастания водоемов поймы реки Хопёр высшей водной растительностью // Тр. Хопёрск. гос. заповедника. Воронеж, 1959. Вып. 3. С. 217—167.

Машкин С. И. Новые материалы по инвентаризации высших растений Хопёрского государственного заповедника и его ближайших окрестностей // Тр. Хопёрск. заповедника. Воронеж, 1959. Вып. 3. С. 271—285.

Печенюк Е. В. Редкие водные растения Хопёрского государственного заповедника // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 5. С. 647—651.

Печенюк Е. В. Роль Хопёрского заповедника в сохранении редких гидрофитов северо-востока Воронежской области // Заповедники СССР — их настоящее и будущее. Ч. 2. Новгород, 1990. С. 141—144.

Печенюк Е. В., Радькова Н. А. Динамика численности водяного ореха в пойменных водоемах Хопёрского заповедника // Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов. Воронеж, 1995. С. 42—45.

Самарина Б. Ф., Горянцева О. В., Гущина Е. Г., Тихомиров В. Н. Распространение водяного ореха в Рязанской области // Охрана и изучение редких видов растений в заповедниках. М., 1992а. С. 112—122.

Самарина Б. Ф., Горянцева О. В., Тихомиров В. Н. Полиморфизм и особенности экологии водяного ореха в водоемах Окского заповедника // Там же. 1992б. С. 122—148.

Цвелев Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. Л., 1988. 192 с.

Шилов М. П. О проблеме сохранения видов *Trapa* L. в долине р. Клязьмы // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995. С. 80—82.

Хопёрский государственный природный заповедник
п/о Варварино Новохопёрского р-на
Вороиежская обл.

Получено 26 XII 1997

SUMMARY

Information about the restoration of numerical density of *Trapa natans* from the seed banks in one of the flood-plain reservoirs of the Khoper river is given. It was preceded by the depression in the plant number of this species in some sites and its total disappearance in others due to its displacement by *Stratiotes aloides*.

УДК 582.632.2 (571.5)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

© Л. И. Клочихнна

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ *QUERCUS MONGOLICA* (*FAGACEAE*) В ЗАБАЙКАЛЬЕ

L. I. KLOCHIKHINA. NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF *QUERCUS MONGOLICA* (*FAGACEAE*) IN THE TRANSBAICALIA

Приведены сведения о редком для Забайкалья виде *Quercus mongolica* и его реликтовых местонахождениях в бассейне р. Аргунь.

Quercus mongolica Fisch. ex Ledeb. — один из исчезающих видов в Забайкалье, относящихся к реликтовым эндемикам этой территории. Вид является одной из основных лесообразующих пород в полосе широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока. Рассматривая историю вида и основываясь на находке В. Алабышевым в 1932 г. пыльцы дуба в Центральной Якутии, можно предположить, что в послеледниковое время (голоцен) *Q. mongolica* был широко распространен на юге Восточной Сибири (вплоть до Яблонового хребта, по В. Алабышеву). Затем в связи с изменением климата произошло крупное сокращение площади широколиственных лесов, при этом в некоторых уединенных местах остался ряд реликтовых видов. Таким образом в Забайкалье и сохранились реликтовые участки монгольского дуба, оторванные от основного ареала. Предпринятая нами экспедиция в августе 1996 г. позволила уточнить западную границу ареала вида в пределах России.

Границы ареала *Q. mongolica* проходят от равнин и предгорий северной границы Маньчжурской флористической провинции в пределах советского Дальнего Востока на севере (Среднее Приамурье, Приморье, юг Сахалина, юг Курил) до горных лесов Шаньдуня в Китае, островов Чечжудо в Корее и Кюсю в Японии — на юге; от восточных склонов Большого Хингана и гор северного Хэбэя — на западе до Японо-Курильской островной гряды — на востоке (Меницкий, 1982).

Для Забайкалья западная граница ареала вида приводилась для Даурии Аргунской (Нерчинско-Заводской р-н Читинской обл.). Более точных данных на момент исследования не было известно из-за закрытого режима доступа в приграничные районы.

В результате опросов пограничников и по данным наших исследований *Q. mongolica* был обнаружен: 1) в нижнем течении р. Газимур, 2) по левому берегу р. Аргунь, 3) в нижнем течении р. Будюмкан, 4) в нижнем течении р. Уров.

Нами были исследованы участки с дубом по долине р. Будюмкан, а также по левобережью р. Аргунь. По правому, китайскому, берегу р. Аргунь *Q. mongolica* визуально нами не отмечен. Общей особенностью произрастания дуба является его концентрация в верхних частях водораздельных хребтов, на хорошо освещенных, теплых склонах. Возможно, из-за того что вид не выносит избыточно увлажненных почв, он не был обнаружен непосредственно вдоль русла рек.

По левому берегу нижнего течения р. Будюмкан (в 15 км на юго-запад от с. Урюпино) *Q. mongolica* обитает на юго-восточном склоне горы от его средней части вплоть до вершины горы (с отметкой 622 м над ур. м.) в составе сосново-лиственничного редколесья с примесью *Betula davurica* Pall., *Rosa davurica* Pall. Почва склона каменистая. В травяном покрове отмечены *Carex pediformis* C. A. Mey., *Artemisia gmelinii* Web., *Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schlecht., а также редкие и сокращающие свой ареал виды *Hemerocallis minor* Mill., *Scutellaria baicalensis* Georgi, *Paeonia lactiflora* Pall. Кроме того, единичные деревья дуба обитают в распадке противоположного северо-западного склона в составе березняка (*Betula davurica*, *B. platyphylla*) с *Larix gmelinii* (Rupr). Rupr., *Populus tremula* L., *Pinus sylvestris* L., с подлеском из *Rhododendron dauricum* L., *Spiraea aquilegifolia* Pall. При этом в возрастном составе популяций необходимо отметить доминирование молодых особей, что, по-видимому, свидетельствует об устойчивости вида к нередким здесь пожарам.

По данным опросов пограничников, вид отмечен по вершинам и склонам гор левобережья долины р. Будюмкан, на протяжении около 7 км в направлении к ее истоку. Поэтому необходимы дополнительные обследования данной территории.

По левобережью р. Аргунь, южнее с. Урюпино вверх по течению (между 159-м и 163-м водными створами р. Аргунь) нами был обнаружен крупный массив реликтовой дубовой рощи. Ее протяженность составила около 5 км. При этом на платообразных каменистых вершинах гор и до средней части их склонов в составе рощ доминируют старовозрастные деревья, у подножья же склонов в подлеске смешанного соснового леса с участием *Betula davurica*, *Alnus sibirica* (Spach) Turcz. ex Kom. и *Larix gmelinii* наблюдается обильный подрост дуба. Следов пожаров не наблюдается. В травянистом покрове отмечены *Paeonia lactiflora*, *Fragaria orientalis* Losinsk., *Adenofora gmelinii* (Spreng). Fisch. и др.

Quercus mongolica является кормовой базой для двух редких видов чешуекрылых дальневосточной энтомофауны.

Необходимо дальнейшее изучение найденных нами реликтовых участков *Q. mongolica*, находящихся на северо-западном пределе основного ареала, с целью разработки мер по их сохранению вплоть до введения на этих территориях особого режима охраны.

Гербарные образцы *Q. mongolica* хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (LE) и в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (NS).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Меницкий Ю. Л. Обзор видов *Quercus* L. Евразии. М., 1982. 59 с. (Комаровские чтения, 32).

Государственный природный
заповедник «Даурский»
Читинская обл., п/о Ниж. Цасучай

Получено 22 VII 1997

SUMMARY

Relic sites in the Argun river basin of the rare for Transbaicalia species *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. are given.

УДК 581.9 : 581.524.34 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

© М. А. Березуцкий

ТОЛЕРАНТНОСТЬ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ К АНТРОПОГЕННЫМ МЕСТООБИТАНИЯМ (НА ПРИМЕРЕ ФЛОРЫ ОКРЕСТНОСТЕЙ Г. САРАТОВА)

M. A. BEREZUTSKY. TOLERANCE OF VASCULAR PLANTS TO ANTHROPOGENIC HABITATS (WITH SPECIAL REFERENCE TO THE FLORA OF THE ENVIRONS OF SARATOV CITY)

Проведено детальное изучение аборигенной флоры всех основных типов антропогенных местообитаний г. Саратова и его ближайших окрестностей. Полученные данные сравнены с общим списком сосудистых растений окрестностей г. Саратова. Оказалось, что среди ведущих семейств *Magnoliophyta* лучшая толерантность к антропогенным местообитаниям характерна для *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Lamiaceae*, *Poaceae*, худшая — для *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Caryophyllaceae*. Из ценотических групп большей долей представлены сорные и прибрежно-водные виды, наиболее неблагоприятны антропогенные местообитания для водных и лесных видов. Среди жизненных форм наиболее толерантными оказались деревья, кустарники и виды с коротким жизненным циклом, а наименее — полудревесные формы. Анемофильные виды лучше проникают на данный тип местообитаний, чем энтомофильные.

Изучение толерантности аборигенных видов флоры к антропогенным местообитаниям с каждым днем становится все актуальнее, так как площадь естественных биотопов на большинстве территорий постоянно сокращается, а сохранившиеся участки в той или иной степени подвергаются антропогенному воздействию. В этих условиях большое значение приобретает разделение флоры на антропофильную, индифферентную и антропофобную группы видов и выяснение того, для каких таксономических и типологических элементов флоры антропогенные местообитания являются более благоприятными, а для каких — менее.

Местонахождение изучаемой флоры и методика исследования

Территория окрестностей г. Саратова (960 тыс. жителей) расположена в степной зоне на восточной окраине Приволжской возвышенности. Рельеф сильно расчленен, местами принимает горные формы. Леса представлены значительными участками на возвышенных частях рельефа и небольшими — в поймах рек. Большая часть территории несет ярко выраженные черты антропогенного воздействия.

С целью изучения толерантности видов сосудистых растений флоры окрестностей г. Саратова к антропогенным местообитаниям в 1991—1996 гг. нами было проведено детальное исследование флоры всех основных типов местообитаний в городе и его окрестностях, сформированных в результате антропогенной деятельности: урбанизированных территорий, искусственных лесных насаждений, техногенных участков и агрофитоценозов. При этом в списки не включали подавляющую часть адвентивных видов, учитывали только те из них, которые внесены в список «Флора окрестностей Саратова» (Иванова и др., 1976, 1983, 1984), с которым в дальнейшем проводили сравнение. Большинство из адвентов изначально приурочено к антропогенным местообитаниям, и интерес для исследователя здесь представляет как раз обратный процесс — внедрение этих видов в естественные ценозы. При обследовании урбанизированных территорий не принималась во внимание флора значительных по площади участков естественных и полуестественных местообитаний, вошедших в городскую черту в последние десятилетия в связи с расширением жилищного и промышленного строительства. К техногенным участкам наряду с насыпями железных и автомобильных дорог, карьерами, отвалами, дамбами, бетонированными берегами р. Волги мы относили и водоемы антропогенного происхождения — пруды. В агрофитоценозы помимо классических территорий сельскохозяйственного назначения — полей, залежей и плодовых садов — мы включили и индивидуальные дачные и огородные участки, которые в последние десятилетия в большом количестве появились в окрестностях города.

Полученные данные сравнивали со списком сосудистых растений флоры окрестностей г. Саратова (Иванова и др., 1976, 1983, 1984). При этом выясняли, какая доля от той или иной группы видов этого списка обнаружена на всем комплексе антропогенных местообитаний и на отдельных их типах.

Результаты и их обсуждение

В результате проведенного исследования выяснилось, что из 871 вида сосудистых растений флоры окрестностей г. Саратова на антропогенных местообитаниях встречаются 672 вида (или 77.15 %). Среди различных типов местообитаний больше всего видов обнаружено на урбанизированных территориях — 481 (55.22 %). На техногенных участках встречаются 439 видов (50.40 %), в искусственных лесных насаждениях — 393 (45.12 %), в агрофитоценозах — 325 (37.31 %). Антропогенные местообитания оказались более благоприятными для покрытосеменных растений, чем для архегониальных. Из двух классов покрытосеменных двудольные везде представлены лучше, чем однодольные, и лишь на техногенных участках доли их почти равны. Вероятно, это связано с тем, что однодольные в целом тяготеют к более влажным местообитаниям, в то время как на антропогенных территориях складываются в основном более ксеротермные условия, чем в окружающем их естественном ландшафте. На техногенных участках роль однодольных повышается за счет видов, произрастающих в искусственных водоемах и вокруг них.

При анализе доли видов, обнаруженных на антропогенных местообитаниях, среди ведущих семейств покрытосеменных (табл. 1) обращает на себя внимание следующая

ТАБЛИЦА 1

Доля видов, обнаруженных на антропогенных местообитаниях, среди ведущих семейств *Magnoliophyta* флоры окрестностей г. Саратова, %

Семейство	Урбанизированные территории	Техногенные местообитания	Искуственные лесные насаждения	Агрофитоценозы	Антропогенные местообитания в целом
Asteraceae	65.41	62.41	52.63	45.11	78.19
Poaceae	65.85	57.32	41.46	42.68	85.37
Fabaceae	61.67	50.00	60.00	43.33	80.00
Brassicaceae	52.08	52.08	50.00	45.83	77.08
Lamiaceae	51.22	53.66	46.34	39.02	85.36
Caryophyllaceae	35.90	30.77	48.72	35.90	74.36
Rosaceae	65.79	47.37	65.79	50.00	81.58
Apiaceae	50.00	46.67	63.33	36.67	83.33
Scrophulariaceae	43.33	36.67	56.67	26.67	76.67
Chenopodiaceae	76.00	76.00	36.00	36.00	92.00
Boraginaceae	52.00	48.00	40.00	48.00	76.00
Cyperaceae	43.48	47.83	17.39	4.35	65.22
Polygonaceae	76.19	61.90	38.09	42.86	85.71
Ranunculaceae	45.00	35.00	45.00	25.00	70.00

Примечание. В табл. 1—3 указан процент от всех видов данной группы во флоре окрестностей г. Саратова.

тенденция: лучшую толерантность к созданным человеком местообитаниям имеют характерные для флор аридных территорий *Chenopodiaeae*, *Polygonaceae*, *Lamiaceae*, а также сем. *Poaceae*. Напротив, худшую толерантность показывают характерные для бореальных флор *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, а также сем. *Caryophyllaceae*. Такие же тенденции обнаружены нами (Хмелев, Березуцкий, 1995) и при изучении антропогенной динамики флоры окрестностей г. Саратова за последние 100 лет. Таким образом, можно говорить о том, что антропогенное воздействие на флору в изучаемом регионе приводит к сдвигу в ее таксономической структуре в направлении от бореальных флор к аридным.

Семейством, которое в антропогенных местообитаниях представлено меньшим процентом, является *Cyperaceae*. Низкая антропотолерантность этого семейства выявлена при аналогичных исследованиях и в других регионах Восточной Европы (Бурда, 1989; Ильминских, 1989; Антипина и др., 1996). Очевидно, что в них из ведущих семейств покрытосеменных именно это семейство может использоваться в качестве индикатора степени антропогенной трансформации флоры. По отношению к урбанизированным и техногенным территориям особенно низкая толерантность характерна для *Caryophyllaceae*. Техногенные местообитания оказались относительно неблагоприятными и для представителей сем. *Rosaceae*, а на других 3 типах местообитаний доля их высока. Это, возможно, объясняется тем, что большинство видов этого семейства являются в исследуемой флоре мезофитами или ксеромезофитами, в то время как техногенные участки характеризуются либо повышенной сухостью, либо переувлажненностью. Низкая толерантность *Rosaceae* к техногенным местообитаниям отмечена также и другими авторами (Еленевский и др., 1993).

Интересен тот факт, что *Asteraceae* является единственным семейством, которое представлено долей выше средней в каждом отдельном типе, но на всем комплексе антропогенных местообитаний по степени толерантности оно находится лишь на 8 месте, уступая даже *Apiaceae*. Это говорит о том, что в данном семействе в исследуемой флоре виды разделены на две противоположные по степени антропотолерантности группы. Виды первой группы обладают широким диапазоном антропотолерантности и встречаются сразу на нескольких типах местообитаний, созданных человеком. Вторая группа — эвантропофобы, т. е. виды, полностью отсутствующие на антропогенных территориях. В других семействах эвантропофобов меньше, но меньше и видов с широким диапазоном антропотолерантности, т. е. определенные виды в большей степени приурочены только к определенным типам антропогенных местообитаний. Первую группу нельзя полностью идентифицировать как сорные виды, тем более что в сем. *Chenopodiaceae* их в процентном отношении больше, но толерантность этого семейства к отдельным типам антропогенных местообитаний сильно различается: очень высокая на урбанизированных и техногенных территориях и ниже средней для флоры в целом — в искусственных лесных насаждениях и агрофитоценозах.

Среди крупных родов исследуемой флоры большей долей на антропогенных местообитаниях представлены *Chenopodium* (100 % от всех видов данного рода во флоре окрестностей г. Саратова), *Ranunculus* (100 %), *Salix* (100 %), *Artemisia* (91.67 %), *Veronica* (91.67 %), *Potentilla* (90 %). Наименее толерантными оказались *Geranium* (42.36 %), *Astragalus* (43.75 %), *Allium* (44.44 %). Обращает на себя внимание полное отсутствие на антропогенных местообитаниях представителей рода *Serratula* (4 вида в естественных биотопах).

Рассматривая толерантность видов основных ценотических групп исследуемой флоры к антропогенным территориям (табл. 2), можно сделать вывод, что помимо сорных наибольший процент проникновения на созданные человеком местообитания характерен для прибрежно-водных видов. Вероятно, это можно объяснить несколькими причинами. Во-первых, прибрежно-водные виды и в естественных местообитаниях произрастают на очень динамичных территориях, на которых из-за изменения уровня воды и в результате наносов постоянно появляются новые, свободные от растительности участки. Вследствие этого прибрежно-водные виды, очевидно, лучше, чем другие, приспособлены к быстрому заселению новых, в том числе и антропогенных, территорий. Кроме того, среди прибрежно-водных растений, так же как и среди сорных, очень много

много плюризональных видов, которые имеют более широкий диапазон экологической толерантности, чем виды, тяготеющие к какой-либо одной зоне.

Примерно таким же процентом, как и виды флоры в целом, на антропогенных местообитаниях представлены опушенные растения. Все остальные основные ценотические группы имеют более низкую толерантность. Особенно низка она у водных видов. Эта же группа и потеряла наибольший процент во флоре окрестностей г. Саратова за последние 100 лет. Вероятно, все это связано с сильным химическим загрязнением водоемов, особенно антропогенных, в городе и его окрестностях. Очень низка толерантность и у лесных видов. Характерно, что даже некоторые самые обычные из них (такие как *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub, *Carex digitata* L.) полностью отсутствуют на антропогенных местообитаниях, а большая часть других имеет там очень низкую численность. В отличие от антропогенных территорий лесной зоны, где доля сильвантов снижена лишь в городах (Парфенов и др., 1985; Sundik-Wojcikowska, 1987), в исследуемой флоре лесные виды даже в искусственных лесных насаждениях показывают более низкую толерантность, не только чем у опушечных и сорных, но даже чем у степных растений. Кроме того, численность и обилие популяций лесных видов в искусственных лесопосадках в большинстве случаев низки, а их видовой состав на разных участках непостоянен. Напротив, из естественных лесных насаждений флоры окрестностей г. Саратова за последние 100 лет исчезло лишь 3.9 % лесных видов. Все это говорит о том, что сохраниться в исследуемой флоре лесные виды могут только в составе естественных лесов, охране которых и в будущем нужно уделять особое внимание.

Несмотря на то что из всех растений естественных группировок степные виды на изучаемой территории за последнее столетие оказались самыми устойчивыми по отношению к антропогенному воздействию, толерантность их к антропогенным местообитаниям оказалась даже ниже, чем соответствующий показатель для флоры в целом. Причем больше всего степных видов обнаружено в искусственных лесных насаждениях, хотя можно было бы ожидать, что такие ксеротермные участки, как урбанизированные территории и техногенные местообитания, окажутся для них более благоприятными. Это можно объяснить тем, что в искусственных лесных насаждениях степные виды в большинстве случаев остались еще от естественных степных участков, которые полностью не распахивались при посадке древесных культур. Все это позволяет предположить, что толерантность степных видов к полностью вторичным местообитаниям, на которые они должны заселяться извне, даже в условиях степной зоны в урбанизированной и субурбанизированной среде относительно невелика.

Обратная картина наблюдается в отношении луговых видов. Эта группа потеряла большой (10.8 %) процент видов во флоре окрестностей г. Саратова за последние 100 лет, но к антропогенным местообитаниям оказалась даже несколько более толерантной, чем степные растения. Этот факт объясняется тем, что луговые виды в исследуемой

ТАБЛИЦА 2

Доля видов, обнаруженных на антропогенных местообитаниях, среди основных ценотических групп флоры окрестностей г. Саратова, %

Ценотическая группа	Урбанизированные территории	Техногенные местообитания	Искусственные лесные насаждения	Агрофитоценозы	Антропогенные местообитания в целом
Лесные виды	26.36	8.18	54.54	20.91	63.64
Опушечные виды	55.00	37.14	65.00	37.14	77.14
Луговые виды	56.86	43.14	41.18	37.25	72.55
Степные виды	53.76	54.91	56.65	35.26	69.94
Прибрежно-водные виды	59.40	79.21	4.95	19.80	85.15
Водные виды	10.53	57.89	0	0	57.89
Сорные виды	89.22	70.06	58.08	80.84	97.60

флоре представляют собой неоднородную группу, состоящую из двух сильно различающихся по отношению к антропогенному фактору компонентов — бореального и плюризонального элемента. Среди исчезнувших из флоры окрестностей г. Саратова луговых растений преобладают бореальные виды (58.33 %), а плюризональные составляют всего 16.66 %. Напротив, среди луговых видов, обнаруженных на антропогенных местообитаниях, преобладают плюризональные (54.05 %), а на долю бореальных приходится лишь 32.43 %. Повышенная уязвимость бореальных видов в естественных ценозах и их пониженная толерантность к антропогенным местообитаниям хорошо объяснимы. Бореальные виды в степной зоне находятся на границе своего географического распространения, иногда только в эксклавах. Чаще всего в этих условиях они достигают предела своей экологической толерантности и даже малейшее ухудшение условий обитания, связанное с антропогенной деятельностью, ведет к их исчезновению из состава флоры. Среди различных типов антропогенных местообитаний луговые виды значительно лучше представлены на урбанизированных территориях, где наиболее благоприятные условия для них складываются на регулярно поливаемых газонах.

Переходя к анализу доли видов, обнаруженных на антропогенных местообитаниях, среди различных жизненных форм (табл. 3) можно констатировать, что наиболее благоприятными эти местообитания оказались для деревьев, кустарников и малолетников: двулетников, одно-двулетников и однолетников. Характерно, что деревья и кустарники являются самыми устойчивыми биоморфами и в естественных местообитаниях. За последние 100 лет из их состава в окрестностях г. Саратова не выпал ни один вид. Напротив, за последние десятилетия в исследуемой флоре появилось значительное число адвентивных деревьев и кустарников, которые в отличие от большей части травянистых адвентов надолго закрепляются на новой территории. Все это говорит о том, что эти биоморфологические группы, особенно деревья, являются самыми толерантными по отношению к антропогенному воздействию в целом. Вероятно, что для древесных биоморф умеренное антропогенное воздействие в исследуемой флоре является даже благоприятным, так как оно снижает конкурентное давление на их проростки со стороны трав.

В противоположность древесным для полудревесных жизненных форм антропогенные местообитания являются очень неблагоприятными. Это подтверждается еще и тем, что полукустарники и полукустарнички потеряли наибольший процент видов и в естественных местообитаниях окрестностей г. Саратова. Подтверждают эту тенденцию и данные по другим регионам (Бурда, 1991; Ильминских, 1993). Возможно, это связано с повышенной механической уязвимостью этих биоморф. Их относительно тонкие, лишь частично одревесневающие побеги не обладают такой же механической прочностью, как у деревьев и кустарников, и в то же время для них не является естественным ежегодное полное возобновление поврежденного побега, как у травянистых растений. Поэтому постоянные антропогенные механические воздействия, столь характерные для

ТАБЛИЦА 3

Доля видов, обнаруженных на антропогенных местообитаниях, среди различных жизненных форм флоры окрестностей г. Саратова, %

Жизненная форма	Урбанизированные территории	Техногенные местообитания	Искусственные лесные насаждения	Агрофитоценозы	Антропогенные местообитания в целом
Деревья	82.14	64.29	82.14	57.14	96.43
Кустарники	61.76	64.71	58.82	38.23	91.18
Полукустарники и полукустарнички	38.09	52.38	38.09	23.81	57.14
Многолетние травы	48.34	44.65	42.08	28.41	71.03
Двулетние травы	68.18	60.61	59.09	46.97	87.88
Одно-двулетние травы	64.29	64.28	60.71	60.71	92.86
Однолетние травы	68.42	57.89	38.16	58.55	87.50

территории города и его окрестностей, серьезно нарушают морфологическую структуру полукустарников и полукустарничков и тем самым снижают их жизненность.

Среди травянистых форм лучшая толерантность к антропогенным местообитаниям, как уже отмечалось выше, наблюдается у малолетников и значительно худшая — у многолетних видов. Это объясняется тем, что антропогенные местообитания очень нестабильны и из-за этого неблагоприятны для длительного произрастания на одном месте травянистого вида. В этих условиях преимущество получают те жизненные формы, полный жизненный цикл которых завершается за 1—2 года. Это хорошо подтверждается процентными соотношениями, полученными для относительно более стабильных местообитаний — искусственных лесных насаждений, и крайне нестабильных — агрофитоценозов.

Антропогенные местообитания в целом являются более предпочтительными для анемофильных видов (85.24 % от всех видов этой группы во флоре окрестностей г. Саратова), чем для энтомофильных (75.58 %). Вероятно, это объясняется тем, что на антропогенных территориях ограничена возможность биотического опыления. В искусственные лесные насаждения, где вероятность биотического опыления велика, проникает 48.52 % энтомофильных видов и лишь 38.09 % анемофильных. На техногенных участках, где численность насекомых-опылителей минимальна, это соотношение составляет 46.50 и 63.81 %. Кроме того, техногенные местообитания предпочтительнее для анемофильных видов потому, что там из-за наличия больших открытых пространств создаются наиболее благоприятные условия для переноса пыльцы ветром, а также именно на техногенных территориях виды образуют большие скопления особей, что также облегчает анемофилию.

Говоря о толерантности отдельных видов, следует отметить, что на техногенных местообитаниях обнаружено несколько редких для флоры окрестностей г. Саратова растений — *Hordeum bogdanii* Wilensky, *Leersia oryzoides* (L.) Sw., *Microthlaspi perfoliatum* (L.) F. K. Mey., *Salvia aethiopis* L. Некоторые нативные виды имеют на антропогенных территориях популяции со значительно бóльшим числом особей, чем в естественных биотопах. Так, *Gagea minima* (L.) Ker.-Gawl., спорадически встречающийся в естественных лесах, образует почти чистые заросли в старых ясеневых посадках. На железнодорожных насыпях образуют большие скопления *Melica transsilvanica* Schur, *Equisetum ramosissimum* Desf. и *Gypsophila perfoliata* L. Причем последний вид, характерный для засоленных местообитаний, вообще исчез из естественных биотопов окрестностей г. Саратова и полностью перешел на антропогенные.

Несмотря на вышесказанное, в целом из 672 видов, обнаруженных на антропогенных местообитаниях, не более 400 имеют там достаточно высокую численность популяций или стабильно встречаются в нескольких типах антропогенных местообитаний. Таким образом, не более 46 % видов сосудистых растений исследуемой флоры имеют шанс сохраниться на данной территории при тотальном разрушении естественных ценозов. Кроме того, следует учитывать, что созданные человеком местообитания очень динамичны и численность особей вида на них может резко меняться. Возможно также, что относительно высокая численность популяций некоторых видов поддерживается там лишь за счет постоянного заноса диаспор с соседних естественных биотопов.

Таким образом, антропогенные местообитания в окрестностях г. Саратова создают условия для сохранения в составе флоры лишь отдельных антропотолерантных видов, а не всей флоры как полной территориальной совокупности видов растений. Для сохранения всего флористического разнообразия на исследуемой территории необходимы создание микрорезерватов на базе естественных ценозов с высокой суммарной степенью видовой репрезентативности и максимальное ограничение на них антропогенной деятельности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипина Г. С., Тойвонен И. М., Марковская Е. Ф. и др. Флора сосудистых растений города Петрозаводска // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 63—68.

Бурда Р. И. Направленное формирование флоры при ее антропогенной трансформации // Интродукция и акклиматизация растений. 1989. № 12. С. 9—14.

Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. Киев, 1991. 168 с.

Еленевский А. Г., Егорова В. Н., Кучеренко Е. И., Фонов А. А. К флоре золоотвалов Новомосковской ГРЭС Тульской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 6. С. 123—127.

Иванова Р. Д., Колоскова И. Г., Рябова Т. П., Чигуряева А. А. Флора окрестностей Саратова // Вопр. ботаники Юго-Востока. 1976. Вып. 2. С. 60—69; 1983.

Ильминских Н. Г. Экологические и флористические градиенты в урбанизированном ландшафте // Проблемы изучения синантропной флоры СССР: Тез. Всесоюз. совещ. М., 1989. С. 3—5.

Ильминских Н. Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 36 с.

Парфенов В. И., Ким Г. А., Рыковский Г. Ф. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. Минск, 1985. 294 с.

Хмелев К. Ф., Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры окрестностей города Саратова за последние 100 лет // Экология. 1995. № 5. С. 363—367.

Sundik-Wojcikowska B. Dynamik der warschauer Flora in den letzten 150 Jahren // Gleditschia. 1987. Bd 15. № 1. S. 7—23.

Саратовский государственный университет

Получено 7 V 1997

SUMMARY

The aboriginal flora of the main types of anthropogenic habitats in the Saratov city and its environs was investigated in detail. The data were compared with the complect check-list of vascular plants of the environs of Saratov. The most stress tolerant among leading families of *Magnoliophyta* are *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Lamiaceae* and *Poaceae*, most susceptible to anthropogenic stress are *Cyperaceae*, *Ranunculaceae* and *Caryophyllaceae*. Weeds and riverside plants are the main coenoelements of anthropogenic habitats while these habitats are most unfavourable for the aquatic and forest species. Among life-forms, trees, shrubs and plants with short life cycles are more tolerant than semi-woody forms, anemophilous ones more than entomophilous.

УДК 581.11

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

© **Н. И. Бобровская**

ОБ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ВОДЫ ПУСТЫННЫМИ РАСТЕНИЯМИ МОНГОЛИИ

N. I. BOBROVSKAYA. ON THE EFFICIENCY OF WATER UTILIZATION BY DESERT PLANTS OF MONGOLIA

Эффективность использования воды растениями центрально-азиатских пустынных сообществ (остепненные, настоящие и крайнеаридные пустыни) оценивалась с помощью транспирационного коэффициента. По этому показателю сделано сравнение доминантных видов различных пустынных фитоценозов и дано сопоставление степных и пустынных растений Монголии.

Более трети территории Монголии заняты пустынями. Поскольку вода в условиях пустынных территорий является фактором, определяющим состав и структуру растительных сообществ, продуктивность, а также особенности функционирования растений, перед нами стояла задача определить специфику водного режима пустынных растений этого сектора Палеарктики. Особенности водообмена, в том числе такого важного в теоретическом и прикладном отношении показателя, как эффективность утилизации воды, были изучены на примере доминантов остепненных, настоящих и крайнеаридных пустынь.

Наблюдения за изменениями основных параметров водообмена проводились на стационарах Советско-монгольской комплексной биологической экспедиции. Основные черты водного режима пустынных растений, помимо эффективности расходования ими воды, были рассмотрены нами ранее (Бобровская, 1988, 1991, 1994).

Эффективность использования воды растениями остепненных пустынь изучалась на территории Северной и Заалтайской Гоби. В Северной Гоби наблюдения проводились в брахантемово-реомюриевом с кустарниками сообществе Reaumuria songarica + Brachanthemum gobicum [Haloxylon ammodendron + Zygophyllum xanthoxylon], расположенном на высоте 1100 м над ур. м. в урочище Баян-Дзаг (сомон Булган, Восточно-Гобийский аймак). Среднегодовое количество осадков — 117 мм.

В Заалтайской Гоби изучали растения ковыльково-баглурового сообщества Anabasis brevifolia – Stipa glareosa – Allium polyrhizum, расположенного на подгорной равнине хр. Шинэ-Джинст-Ула (сомон Шинэ-Джинст, Баян-Хонгорский аймак) на высоте 1750 м над ур. м. (среднегодовое количество осадков 120 мм). Это сообщество находится в северной части экологического профиля, пересекающего Заалтайскую Гоби с севера на юг.

Южнее обширные территории заняты настоящими пустынями, представленными черносаксауловыми (Haloxylon ammodendron), реомюриево-нитрариевыми (Nitraria sphaerocarpa – Reaumuria songarica) и реомюриево-симпегмовыми (Simpegma regelii + Reaumuria songarica) сообществами (высота 1500—1300 м над ур. м., среднегодовое количество осадков 100 мм). Был изучен водный режим доминантов всех трех сообществ настоящих пустынь Заалтайской Гоби.

На южной оконечности профиля находятся крайнеаридные пустыни (40—60 мм осадков в год). Здесь на водораздельных пространствах, пересекаемых руслами временных водотоков (сайрами), высшие цветковые растения часто отсутствуют и лишь изредка встречаются экземпляры *Iljinia regelii* (Bunge) Korov. Впрочем, из-за смыкания корневых систем достаточно далеко расположенных друг от друга особей ильинии считается (Федорова, Санжид, 1983), что на водоразделах крайнеаридных пустынь они также образуют растительные сообщества. Черный саксаул, как правило, приурочен к сайрам (сообщество Iljinia regelii + Haloxylon ammodendron).

В настоящей работе дается характеристика транспирационного коэффициента центрально-азиатских пустынных растений. Оценка эффективности использования воды степными видами Монголии была сделана нами ранее (Бобровская, 1996).

Транспирационный коэффициент (ТК) характеризует потребность вида в воде, так как показывает количество воды, которое тратит растение на производство 1 г сухой массы. При расчете величины ТК нами в первую очередь были использованы результаты собственных многолетних наблюдений за интенсивностью транспирации и оводненностью листьев, а также литературные данные по продуктивности однолетних зеленых побегов (Гордеева и др., 1981; Казанцева, 1988). Важно отметить, что определения показателей водного режима и продуктивности проводились на одних и тех же стационарных участках.

Растения умеренного пояса на производство 1 г сухой массы тратят от 300 до 1000 г воды (Генкель, 1962), пустынные (например, в Центральных Каракумах) — до 4000 г (Яговцева, 1975), а у некоторых степных растений Монголии (*Allium polyrhizum* Turcz. ex Regel) в отдельные годы ТК превышал 7500 г (Бобровская, 1996).

Нами рассчитана средняя за годы наблюдений величина ТК в целом для всех пустынных растений. Оказалось, что в среднем для создания 1 г сухой массы доминанты пустынных сообществ тратят 2223 г воды (степные растения — 2638).

Среднемноголетняя величина ТК у пустынных видов, как правило, не опускалась ниже 1251 и не поднималась выше 3406 (табл. 1). У степных видов его среднемноголетняя величина изменялась в более широких границах — от 1404 до 4940 (Бобровская, 1996).

В условиях пустынь больше всего воды на создание сухой массы затрачивают растения настоящих пустынь, а среди них — центрально-азиатский полукустарник *Sympegma regelii* Bunge (более 3400 г). Существенно ниже в настоящих пустынях Заалтайской Гоби был ТК у широко распространенного здесь полукустарничка *Reaumuria songarica* (Pall.) Maxim. (2694 г). По нашим наблюдениям, на создание одного и того же количества однолетней надземной фитомассы этот вид при произрастании в остепненных пустынях Северной Гоби тратит воды в 2 раза меньше, чем при обитании в настоящих пустынях. Наиболее эффективно в подзоне настоящих пустынь Заалтайской Гоби, пожалуй, использует воду кустарник (иногда многоствольное дерево) *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge (табл. 1).

В ковыльково-баглуровом сообществе (которое ботанико-географы относят к остепненным пустыням), расположенном на подгорной равнине хр. Шинэ-Джинст-Ула, в качестве доминанта выступает пустынный и пустынно-степной северогобийский вид *Anabasis brevifolia* C. A. Mey. Содоминантами этого сообщества являются такие пустынно-степные виды, как *Allium polyrhizum*, *A. mongolicum* Regel, *Stipa glareosa* P. Smirn. и *Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohvi. Эффективность использования ими воды охарактеризована ранее (Бобровская, 1996). *Anabasis brevifolia* при создании 1 г сухой массы испаряет в среднем 3000 г воды. Оказалось, что в этом сообществе он использует воду более продуктивно, чем основная часть упомянутых выше степных видов (за исключением *Stipa glareosa*).

У растений, составляющих основу реомюриево-брахантемового с кустарниками сообщества остепненных пустынь Северной Гоби (урочище Баян-Дзаг), ТК был меньше, чем у *Anabasis brevifolia*. Здесь наибольшее количество воды на создание фитомассы тратит пустынный кустарник *Nitraria sibirica* Pall. (около 2000 г). Чуть ниже ТК у *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge (почти 2200 г.) Следует отметить, что в условиях настоящих пустынь Заалтайской Гоби эффективность использования им воды незначительно снижается (табл. 1), а в крайнеаридных (здесь он произрастает в руслах временных водотоков) — вновь несколько возрастает. Впрочем, имеющиеся в нашем распоряжении данные свидетельствуют больше о флуктуациях величины ТК, чем о различиях в характере водного режима саксаула, приуроченного к различным экотопам.

В остепненных пустынях Северной Гоби видом, близким к черному саксаулу по эффективности использования воды, оказался кустарник *Zygophyllum xanthoxylon* (Pall.)

ТАБЛИЦА 1

Максимальная и средняя интенсивность транспирации и транспирационный коэффициент у пустыных растений Монголии

Вид	Интенсивность транспирации, мг/г · ч		Транспирационный коэффициент
	макс.	средняя	
Остепненная пустыня (Северная Гоби)			
Nitraria sibirica	900	166	2553
Haloxylon ammodendron	430	125	2173
Zygophyllum xanthoxylon	550	126	2002
Brachanthemum gobicum	1000	130	1544
Reaumuria songarica	800	138	1326
Salsola passerina	500	96	1251
Остепненная пустыня (Заалтайская Гоби)			
Anabasis brevifolia	750	160	2988
Настоящая пустыня (Заалтайская Гоби)			
Sympegma regelii	870	238	3406
Reaumuria songarica	570	211	2694
Haloxylon ammodendron	360	139	2460
Nitraria sphaerocarpa	350	165	3317
Крайнеариадная пустыня (Заалтайская Гоби)			
Haloxylon ammodendron	500	144	2284
Iljinia regelii	300	86	1753

Maxim. — древнейший эндемик монгольской пустынной флоры. У остальных исследованных растений ТК был еще ниже, причем самый низкий обнаружен у *Salsola passerina* Bunge (среднемноголетняя величина ТК — 1251 г).

Сравнительно невелики затраты воды на производство сухой массы оказались у растений крайнеаридной пустыни (табл. 1). Особый интерес представляет *Iljinia regelii*, поскольку это единственное цветковое растение, которое можно встретить на водоразделах крайнеаридных пустынь. Здесь на 100 м^2 приходится не более 1.5—2 экземпляров этого вида (Федорова, 1980), хотя есть обширные территории, лишенные поселений даже *Iljinia regelii*. Расчеты показали, что ильиния на производство 1 г сухой массы затрачивает в среднем 1753 г воды, т. е. почти в 1,5 раза меньше, чем саксаул, произрастающий в сайрах крайнеаридных пустынь.

У всех пустынных видов отмечены погодичные изменения размеров ТК. В каждом подзональном варианте пустынь есть виды, ТК которых, несмотря на различия погодных условий, меняется довольно слабо, но есть отдельные растения, у которых эта зависимость выражена отчетливо.

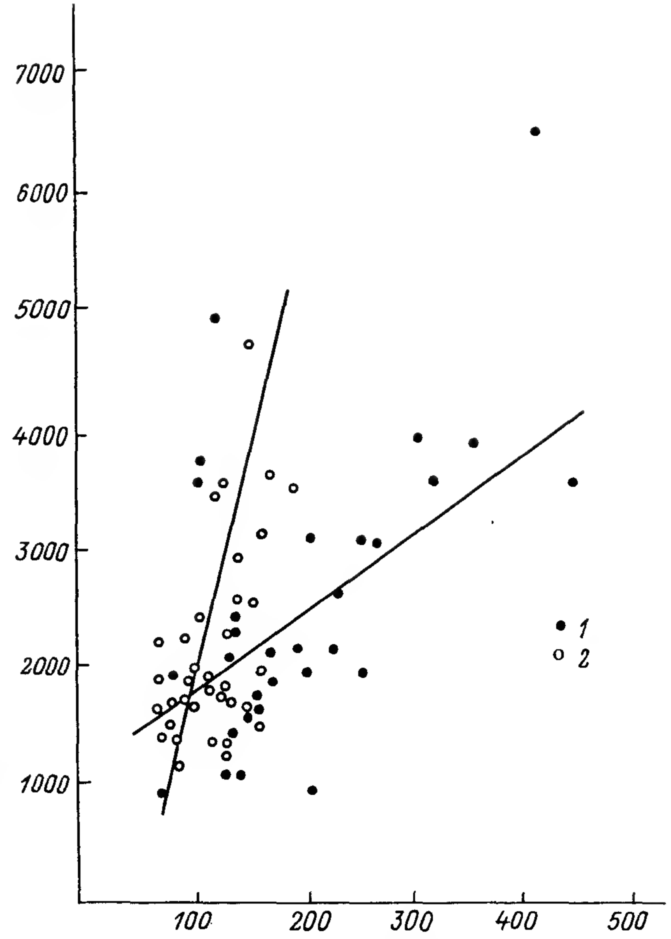
По нашим наблюдениям, у большинства пустынных растений величина ТК в разные годы снижалась на 25—45 % по сравнению с максимальной. Виды *Salsola passerina* (остепненные пустыни Северной Гоби), *Sympegma regelii* Bunge (настоящие пустыни Заалтайской Гоби) и *Iljinia regelii* (крайнеаридные пустыни Заалтайской Гоби) отличаются достаточно высокой стабильностью ТК — изменчивость по годам не превышала у них 14—18 %. Для 2 видов рода *Nitraria* — *N. sibirica* и *N. sphaerocarpa* Maxim., широко представленных в пустынях Монголии, отмечена большая погодичная вариабельность: транспирационный коэффициент в зависимости от сезона вегетации изменялся у них на 65—70 % (табл. 2).

У степных видов погодичная изменчивость ТК выражена сильнее, чем у пустынных растений. У подавляющего большинства доминантов степных сообществ количество воды, используемой для создания 1 г сухой массы, в отдельные годы может снижаться

ТАБЛИЦА 2

Минимальные и максимальные величины транспирационного коэффициента

Вид	Транспирационный коэффициент	
	макс.	мин.
	Остепненные пустыни (Северная Гоби)	
Salsola passerina	1141	1329
Brachanthemum gobicum	1293	1609
Reaumuria songarica	1132	1643
Haloxylon ammodendron	1886	2636
Zygophyllum xanthoxylon	1337	2411
Nitraria sibirica	1446	3519
	Остепненные пустыни (Заалтайская Гоби)	
Anabasis brevifolia	2221	3756
	Настоящие пустыни (Заалтайская Гоби)	
Reaumuria songarica	2538	2850
Sympegma regelii	3058	3755
Haloxylon ammodendron	1971	2950
Nitraria sphaerocarpa	1636	4805
	Крайнеаридные пустыни (Заалтайская Гоби)	
Iljinia regelii	1590	1948
Haloxylon ammodendron	1656	2912



Зависимость транспирационного коэффициента от интенсивности транспирации.

Виды: *1* — степные, *2* — пустынные. По оси абсцисс — интенсивность транспирации, мг/г · ч; по оси ординат — транспирационный коэффициент, г.

на 40—55 % (у пустынных — на 25—45 %) по сравнению с максимальной величиной для каждого вида.

Среди степных также встречаются виды, у которых флуктуации ТК по годам совсем невелики (6—18 %). В сухих степях Средней Халхи это *Allium bidentatum* Fisch. ex Prokh. и *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, а в пустынных — *Allium polyrhizum*. Отдельные степные виды, напротив, отличаются особой нестабильностью ТК, например *Artemisia frigida* Willd., обитающая в пустынных степях Северной Гоби. Наиболее сильно менялась в разные годы эффективность использования воды у *Cleistogenes songorica* (80 %), наблюдения за которой проводились в ковыльково-баглуровом сообществе в подзоне остепненных пустынь Заалтайской Гоби. Столь сильной изменчивости ни у одного из пустынных растений мы не наблюдали.

У степных и пустынных растений обнаружена тенденция к увеличению ТК при возрастании интенсивности транспирации (см. рисунок), однако строгая зависимость между этими двумя параметрами отсутствует. Достаточно часто одной и той же величине интенсивности транспирации могут соответствовать сильно различающиеся величины ТК. Сравнение позволило прийти к выводу, что у пустынных видов количество воды, затрачиваемое на создание сухой массы, меньше зависит от интенсивности транспирации, чем у степных растений.

В одном из сообществ пустынных степей (ковыльково-баглуровом) Заалтайской Гоби проводились опыты по влиянию полива на продуктивность. Определялось также его воздействие на интенсивность транспирации двух видов — пустынно-степного ковылька *Stipa gobica* и пустынного полукустарничка *Anabasis brevifolia*. Наблюдения были сделаны после 3 поливов, произведенных один раз в 10 дней из расчета 20 мм за один полив (Бобровская, 1991).

Уже первые измерения показали увеличение у обоих видов интенсивности транспирации после полива: у *Anabasis brevifolia* она выросла почти в 3 раза (полив — 270, контроль — 100 мг/г · ч), у *Stipa gobica* в условиях опыта — 500, в контроле — 310 мг/г · ч.

В условиях полива произошло и увеличение надземной фитомассы. Однако если у *Anabasis brevifolia* прирост надземной фитомассы возрос приблизительно в 1.5 раза, то у *Stipa gobica* Roshev. он увеличился более чем в 7 раз. Эти данные позволяют предположить, что в условиях полива, когда в значительной степени снимается воздействие основного лимитирующего в аридной зоне фактора, эффективность использования воды степным видом повышалась значительно сильнее, чем пустынным.

Таким образом, наши наблюдения и расчеты транспирационного коэффициента показали, что пустынные виды тратят достаточно много воды для создания 1 г сухой массы — в среднем по всем подзональным вариантам более 2200 г.

Самый низкий среднемноголетний ТК был найден у *Salsola passerina* (остепненная пустыня Северной Гоби, урочище Баян-Дзаг). Среди доминантов пустынных сообществ Монголии имеются виды с довольно низкой эффективностью использования воды, у которых среднемноголетняя величина ТК почти в 2.5 раза выше, чем у *Salsola passerina*. Такая низкая эффективность отмечалась во все годы наблюдений у *Sympegma regelii* (настоящие пустыни Заалтайской Гоби). Вид *Nitraria sphaerocarpa* (по среднемноголетним величинам ТК близкий к *Sympegma regelii*) в разные годы тратил на создание 1 г сухой массы от 1.5 до 5 л воды.

У всех пустынных растений ТК в той или иной степени меняется в зависимости от условий сезона вегетации. Меньше всего подвержена сезонным изменениям величина ТК у *Salsola passerina*, *Sympegma regelii* и *Iljinia regelii* (табл. 2). Наибольшие флуктуации ТК оказались свойственны *Nitraria sibirica* и *N. sphaerocarpa*, принимающим широкое участие в сложении пустынных сообществ и в Северной, и в Заалтайской Гоби.

Пустынные растения, произрастающие в условиях более сильно выраженной аридности климата, тратят на создание 1 г надземной фитомассы меньше воды, чем степные центрально-азиатские виды. Об этом свидетельствуют среднемноголетние величины ТК. Его максимальная величина, зафиксированная нами в условиях пустынь, достигала 5000, в степях — 7500 г. Интенсивность транспирации пустынных растений также оказалась в целом ниже, чем у подавляющего большинства степных видов.

Выводы

Таким образом, результаты наблюдений показали, что реакция пустынных растений на изменение гидротермических условий различных сезонов вегетации выражена слабее, чем у степных видов. У степных растений диапазон изменчивости ТК шире. При этом зависимость эффективности использования воды от величины интенсивности транспирации выражена у доминантов степных сообществ более отчетливо, чем у пустынных видов. Тем самым подтверждается предположение, сделанное ранее (Бобровская, 1991), что у степных и пустынных растений несколько различаются пути адаптации к засухе. Для доминантов степных сообществ характерна достаточно хорошо выраженная лабильность реакции на изменения условий среды. У пустынных же растений устойчивость к засухе чаще всего связана со стабильностью их водного режима и, по-видимому, большей независимостью от условий среды, чем у степных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобровская Н. И. Особенности водного режима доминантов // Пустыни Заалтайской Гоби. Ч. 2. Л., 1988. С. 107—135.

Бобровская Н. И. Водный режим растений степей и пустынь Монголии: Тр. БИН РАН. Вып. 3. СПб., 1991. 152 с.

Бобровская Н. И. О различиях в приспособлении к засухе у доминантов степных и пустынных фитоценозов Монголии // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 91—99.

Бобровская Н. И. Об эффективности использования воды растениями сухих и пустынных степей // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 86—92.

Генкель П. А. Физиология растений с основами микробиологии. М., 1962. 535 с.

Гордеева Т. К., Казанцева Т. И., Даважамц Ц. Продуктивность // Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Ч. 2. Л., 1981. С. 166—172.

Казанцева Т. И. Продуктивность основных растений пустынь Заалтайской Гоби // Пустыни Заалтайской Гоби. Ч. 2. Л., 1988. С. 188—202.

Федорова И. Т. Растительность восточной части Заалтайской Гоби // Проблемы освоения пустынь. 1980. № 2. С. 46—58.

Федорова И. Т., Санжид Ж. К биологии *Iljinia regelii* (*Chenopodiaceae*) (Гоби, Монголия) // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 9. С. 1242—1245.

Яговцева Л. Н. Водный режим растений Центральных Каракумов // Водный обмен в основных типах растительности СССР. Новосибирск, 1975. С. 182—188.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 VII 1997

SUMMARY

The efficiency of water utilization by dominants of steppe deserts, true deserts and extreme arid deserts of Mongolia was estimated using transpiration coefficient. The analysis showed that the mean annual transpiration coefficient of different plants lies within the range 1404—4940 g. Desert plants spend on average about 2223 g of water to build 1 g of their dry matter. It was found that desert species spend less water to build the same amount of phytomass than steppe species of Central Asia. Annual fluctuations of transpiration coefficient of steppe species are larger than those of desert species.

УДК 581.13 : 582.475

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

© Г. П. Сафронова

СОДЕРЖАНИЕ МАКРОЭЛЕМЕНТОВ В ХВОЕ ПОДРОСТА *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*)

G. P. SAFRONOVA. MACROELEMENT CONTENT IN NEEDLE OF *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*) YOUNG GROWTH

Выявлены различия в содержании 4 макроэлементов (N, P, K и Ca) в хвое текущего года у *Picea obovata* (подроста на вырубке и саженцев на плантациях) при относительно стабильном суммарном содержании Ca и K. Установлено преобладание Ca над K в хвое саженцев при одинаковом уровне в хвое подроста на вырубке. Сделано заключение, что нарушения в побегообразовании у саженцев ели в условиях полного солнечного освещения на плантациях связаны с перераспределением элементов в отношении Ca/K в пользу первого.

Нормальное протекание физиологических процессов связано с достаточной обеспеченностью растений минеральными веществами. Кадастры концентраций химических элементов лесных экосистем свидетельствуют о широком варьировании в составе растений отдельных элементов (Маркерт, Второва, 1995). В последние годы значительное внимание стали уделять соотношениям макроэлементов в органах растений. Считается, что устойчивость растений как вида обеспечивается именно соотношением элементов, которое более стабильно, нежели сами уровни содержания элементов (Игошина и др., 1996). В. М. Лавриченко и З. М. Журбицкий (1976) определили соотношение N : P : K как видовое генотипическое и предложили на его основе рассчитывать потребность сеянцев древесных пород в элементах корневого питания. Но однозначная оценка подобного показателя едва ли возможна. Так, данные М. П. Поповой (1975) свидетельствуют об определенном постоянстве состава хвои *Picea abies* (L.) Karst., который мало зависит от условий произрастания. Для хвои *P. ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., наоборот, выявлены большие колебания в содержании и соотношениях основных элементов (Ильина, 1987).

Тем не менее элементный состав несет большую информацию и его расшифровка остается актуальной задачей.

Теневыносливость ювенильных растений *Picea obovata* Ledeb., одного из эдификаторов таежной зоны Сибири, позволяет функционировать зрелым лесным сообществам и формировать их в ходе сукцессионных процессов.

Естественно ель поселяется, как правило, под пологом других пород. Введение в культуру предполагает ее выращивание в иной обстановке — на открытых площадях при полном солнечном освещении. Реакция ценозофильной ели сибирской на изменение условий роста в первые годы жизни должна быть изучена на уровне отдельных звеньев метаболизма. При этом значительный интерес представляет химический состав хвои ели естественного и культурного происхождения.

В работе проведено сравнение содержания макроэлементов в хвое текущего года подроста ели на вырубке и саженцев с двух плантаций. Последние размещены в районах произрастания темнохвойных лесов и чистых сосняков и характеризуются разными почвенными условиями.

Материал и методика

В течение ряда лет (1982, 1983, 1987 и 1988 гг.) исследовали содержание 4 минеральных элементов (N, P, K и Ca) в хвое подроста *Picea obovata* на вырубке в южно-таежных лесах (Чулымско-Енисейское плато). Опытный участок представлен старой вырубкой, возникшей после сведения пихтово-елового леса. Смешанные куртины из *Populus tremula* L. и *Betula pendula* Roth в возрасте около 30 лет перемежаются с небольшими полянами, возобновление хвойных на которых идет слабо. В пределах вырубки отдельные участки характеризуются разным сочетанием экологических факторов: освещенности, температуры, влажности воздуха и почвы и др. Изучали подрост ели: 1) в куртине лиственных пород с преобладанием *Populus tremula* (сомкнутость крон 0.8), 2) в куртине с преобладанием *Betula pendula* (сомкнутость крон 0.7), 3) в окрайках второй куртины шириной не более 3 м, 4) на двух открытых участках (опытные экземпляры ели были удалены от куртин лиственных пород не менее чем на 10 м). Анализируемые ювенильные растения находились в радиусе не более 150 м от плантации, на которой изучали саженцы ели в посадках разного возраста — от 2 до 6 лет. Плантация в районе произрастания чистых сосняков расположена на третьей надпойменной террасе левобережья Енисея и представлена посадками 5—8 и 10—11 лет. Густота высаженных растений ели на плантациях была около 10 тыс. экз./га.

Почвы на вырубке относятся к дерново-подзолистым. Корнеобитаемый слой представлен легкой глиной, пахотный слой на плантации — средней глиной. Утяжеление гранулометрического состава связано с перемешиванием горизонтов при механической обработке. Содержание гумуса и валового азота колеблется от 10.6 и 0.53 % соответственно (в краевой части куртины с преобладанием березы) до 16.0 и 1.8 % (внутри куртины) и снижается до 4 % гумуса и 0.20 % валового азота в пахотном слое на плантации. Показатель $\text{pH}_{\text{сол}}$ корнеобитаемого слоя находится в пределах 4.0—5.4. На плантации ели среди сосняков легкосуглинистая почва содержит в верхнем горизонте около 1 % гумуса и 0.11 % валового азота ($\text{pH}_{\text{сол}}$ 6.0).

Образцы отбирали в первой декаде сентября с 10 растений высотой 0.5—0.7 м (для подроста на вырубке) в 4 вариантах. Для формирования средних образцов хвои срезали боковые побеги текущего года с верхней трети растений. На плантациях отбор хвои проводили с 10 растений средней высоты (ее значения приведены в обсуждении результатов, см. табл. 2). Анализы растительных образцов выполнены на Красноярской краевой станции химизации сельского хозяйства.

Результаты и их обсуждение

Разброс значений по содержанию отдельных макроэлементов в хвое текущего года *Picea obovata* к началу осени достаточно велик как по годам, так и для разных экологических условий в пределах вырубки в отдельные годы (табл. 1). Более высокое содержание азота и меньшая зольность хвои ели из краевой части куртины с преобладанием *Betula pendula* по сравнению с растениями внутри куртины объясняются, по-видимому, различиями в освещенности подроста в этих вариантах.

Значения коэффициентов вариации свидетельствуют и о влиянии погодных условий на элементный состав хвои: особенно велики колебания по содержанию N и Ca в хвое текущего года. Но объяснить резкое снижение концентрации N в 1988 г. (до 1.40 % против 2.24 % в предыдущем), которое, видимо, и определило высокую погодичную изменчивость его уровня, в рамках этой работы не представляется возможным. Это лишь подтверждает необходимость исследования химического состава растений в течение ряда лет и предполагает осторожность в использовании анализа хвои для оценки условий произрастания.

При значительных различиях в уровнях элементов в зависимости от экологических условий (в том числе погодных) в пределах вырубки относительно стабильно в хвое суммарное содержание Ca и K, коэффициент вариации для него ниже, чем изменчивость содержания этих элементов в отдельности. Величина N/P была в пределах 4.2—9.3, при этом на более освещенных окрайках куртины выше, чем внутри нее. Отношение Ca/K в разные годы для хвои естественно поселившейся ели оказалось в пределах 0.7—0.9 и для всех вариантов было ниже 1.

Сравнение полученных данных с результатами анализов хвои взрослых таежных насаждений из *Picea obovata* для европейского Северо-Востока (Бобкова, 1987) подтверждает тенденцию значительного постоянства суммарного содержания Ca и K (коэффициент вариации около 14 % против 29 % по содержанию кальция и 28 % по величине отношения Ca/K). Значения показателя Ca/K в однолетней хвое взрослых елей в разных насаждениях северной и средней тайги всегда ниже 1.

Изучение саженцев ели на плантациях в условиях произрастания темнохвойных и сосновых лесов показало, что отдельные годы характеризуются резкимн различиями по содержанию N в хвое текущего года, при этом растения в более молодых посадках (3 и 5 лет) в обоих случаях отличались повышенным содержанием N в 1987 г., которое довольно резко снизилось в следующем году (табл. 2); подобное снижение отмечено и в хвое подроста на вырубке. Для саженцев в питомнике при значительном исключении

ТАБЛИЦА 1

Содержание и соотношения макроэлементов в хвое подроста *Picea obovata* на вырубке

Год или место отбора образцов	Содержание отдельных элементов и золы, % на абсолютно сухую навеску[1]						Соотношения		
	N	P	K	Ca	K + Ca	зола	N/P	Ca/K	N : P : K
Средние значения для разных условий в пределах вырубки									
1983	$\frac{2.10}{10}$	$\frac{0.26}{21}$	$\frac{1.00}{24}$	$\frac{0.85}{11}$	$\frac{1.85}{10}$	$\frac{4.02}{14}$	8.1	0.8	62 : 8 : 30
1987	$\frac{2.24}{1}$	$\frac{0.24}{2}$	$\frac{1.05}{18}$	$\frac{0.97}{46}$	$\frac{2.02}{31}$	$\frac{5.00}{14}$	9.3	0.9	63 : 7 : 30
1988	$\frac{1.40}{15}$	$\frac{0.34}{8}$	$\frac{0.84}{5}$	$\frac{0.57}{16}$	$\frac{1.41}{7}$	$\frac{4.46}{9}$	4.1	0.7	54 : 13 : 33
Средние значения за 4 года (1982, 1983, 1987 и 1988 гг.)									
В окрайке куртины с преобладанием *Betula pendula*	$\frac{2.38}{15}$	$\frac{0.26}{27}$	$\frac{0.96}{10}$	$\frac{0.72}{15}$	$\frac{1.68}{9}$	$\frac{4.15}{24}$	9.2	0.8	66 : 7 : 27
Под пологом этой куртины	$\frac{1.85}{32}$	$\frac{0.30}{12}$	$\frac{1.15}{18}$	$\frac{0.82}{54}$	$\frac{1.97}{25}$	$\frac{4.47}{8}$	6.2	0.7	56 : 9 : 35

Примечание. [1] Под чертой — коэффициент вариации, %.

конкуренции и постоянстве светового довольствия (полное солнечное освещение) можно с большей уверенностью говорить о влиянии почвенных условий на рост и содержание в хвое макроэлементов. Ель на плантации с глинистыми почвами (район произрастания темнохвойных лесов) отличается более интенсивным ростом: высота растений в 3-летних посадках сопоставима с высотой саженцев в 5-летних посадках на менее гумусированных почвах плантаций среди сосняков, т. е. характерно отставание примерно на 2 года. Для средних значений содержания элементов можно отметить бóльшую зольность и меньшую величину отношения N/P в хвое отстающих в росте саженцев на менее плодородных почвах. Но в обоих случаях (кроме 2-летних посадок) Ca преобладал над K. Изменчивость суммарного содержания этих элементов в хвое ели в посадках разных лет была в пределах 12—13 %, в то время как отношение Ca/K варьировало в большем интервале (коэффициент вариации составил 21—23 %).

Выявленная особенность минерального состава (преобладание Ca над K в хвое текущего года) для быстрорастущих саженцев на плантации в условиях произрастания темнохвойных лесов сопровождалась аномалиями в побегообразовании. В результате утраты апикального доминирования одна часть растений приобрела кустистую форму; у другой — образовалось несколько равноценных вершин; у саженцев, сохранивших

ТАБЛИЦА 2

Содержание и соотношения макроэлементов в хвое текущего года *Picea obovata* на плантациях

Годы	Возраст посадок, лет	Средняя высота растений, см	Содержание, % на абсолютно сухую навеску			Соотношения	
			N	Ca + K	зола	N/P	Ca/K
Глинистые почвы (темнохвойные леса)							
1982	2	27 ± 0.6	1.56	1.40	3.97	6.6	0.9
1983	3	40 ± 1.1	1.87	1.71	3.61	8.1	1.1
1987	3	34 ± 1.3	3.07	1.96	4.37	11.8	1.2
	5	132 ± 4.7	2.84	1.73	4.85	14.9	1.0
1988	4	66 ± 3.1	1.82	1.61	5.52	5.7	1.5
	6	166 ± 5.6	1.20	1.50	4.11	5.7	1.5
Среднее			2.06	1.65	4.40	8.8	1.2
Коэффициент вариации, %			36	12	13	43	21
Легкосуглинистые почвы (сосновые леса)							
1982	5	38 ± 1,0	2.24	1.71	3.69	7.0	1.0
1983	6	60 ± 2,6	2.30	1.96	5.05	8.2	1.9
	11	Не опр.	2.23	2.23	4.22	6.8	1.3
1987	5	37 ± 0.8	2.81	1.82	5.41	10.4	1.8
	7	107 ± 3.5	1.53	1.87	5.27	6.6	1.2
	10	Не опр.	1.42	2.08	6.06	4.6	1.1
1988	6	64 ± 2.0	1.56	1.48	4.12	5.0	1.5
	8	145 ± 6.2	1.39	1.61	5.68	4.3	1.3
Среднее			1.94	1.85	4.94	6.6	1.4
Коэффициент вариации, %			27	13	17	31	23

Примечание. Биологический возраст растений на 3 или 4 года больше в зависимости от возраста посадочного материала.

терминальный побег, не образовались мутовки из боковых побегов у его основания; отдельные особи в конце периода вегетации сформировали пучок коротких побегов на вершине. Можно предположить, что нарушения в ростовых процессах связаны с изменением отношения Ca/K в пользу первого элемента.

Для саженцев на плантации с легкосуглинистыми почвами (сосновые леса) также характерно преобладание Ca над K в хвое текущего года, но аномалии в развитии побегов единичны. Однако 10-летние посадки оказались интенсивно поражены насекомыми Adelgidae (вплоть до полного усыхания большинства растений). Внешне состояние 5- и 7-летних культур удовлетворительное, однако не является ли показателем внутреннего неблагополучия заметное преобладание Ca над K в хвое текущего года?

Высокое содержание Ca в хвое древесных пород, в частности ели, связано с накоплением этого элемента в многолетней хвое, для однолетней хвои выявлено преобладание среди зольных элементов K (Смирнов, Семенова, 1969; Бобкова и др., 1993; Фирсова и др., 1993). По мере старения хвои калиево-азотный ряд накопления элементов в однолетней хвое меняется на кальциево-азотный (Никонов, Лукина, 1994).

Э. Паавилайнен (1983) предположил, что упрощенно можно признать существование равновесия между катионами и анионами, т. е. отношение катион/анион — величина постоянная, и чрезмерное количество Ca снижает количество других катионов, особенно K. Речь идет о хорошо известном в физиологии явлении антагонизма ионов, что подтверждено на *Pinus sylvestris* L. Н. В. Лукиной (1996) и на представителях ивовых и вересковых Т. И. Игошиной, Н. В. Алексеевой-Поповой и Н. А. Секретаревой (1996). Отношение Ca/K в растениях, согласно В. Лархеру (1978), — важный физиологический показатель. Эффект этого отношения рассматривается как проявление регуляторной функции в процессах жизнедеятельности растительного организма (Петров-Спиридонов, 1970).

Повышение содержания Ca в хвое ели на вырубке по сравнению с содержанием его в подпологовых растениях отметили С. П. Кошельков и Е. Ф. Иваницкая (1979), а сопутствующее повышение уровня N авторы связали с действием азотных удобрений. Однако высокое содержание N в хвое не всегда характеризует обеспеченность почв этим элементом питания. В частности, высокие показатели N в хвое сеянцев *Picea obovata*, выращиваемых на супесчаной почве, Н. Е. Судачкова, Г. В. Осетрова и Т. Н. Вараксина (1971) связали с пассивным обменом веществ. Наши данные свидетельствуют о высоком содержании N в отдельные годы и на почвах более тяжелого механического состава: легкосуглинистых и глинистых. Скорее всего, увеличение N и Ca, положительную корреляцию между содержаниями которых отметил Ф. Эммерт (1964), в хвое ели на вырубке и в питомнике является реакцией на полное солнечное освещение, что вызывает изменения в метаболизме ювенильных особей ели — породы с четко выраженной теневыносливостью.

Проведенные исследования выявили тенденцию, характеризующуюся накоплением Ca в хвое текущего года у саженцев *Picea obovata*, которая ранее была установлена для 2- и 3-летних особей ели в посевах (Сафронова, Нипа, 1991). При этом превышению Ca над K сопутствуют значительные нарушения в апикальном доминировании ювенильных растений ели (в условиях произрастания темнохвойных лесов) или интенсивное повреждение насекомыми вплоть до полного усыхания плантаций (в районе произрастания сосняков). Общими экологическими факторами в обоих случаях являются полное солнечное освещение и, по-видимому, отсутствие конкуренции в корнеобитаемом слое (последнее связано с регулярным уходом за плантациями).

Изучение механизмов действия двух катионов-антагонистов (Ca^{++} и K^{+}), точнее их сочетаний, степени полезности и обратимости происходящих в организме изменений в зависимости от концентрации элементов требует привлечения методов физиологии и биохимии растений. Мне же, обозначив проблему, хочется предостеречь лесоводов от широкого введения в культуру без должного экологического обоснования *Picea obovata*, породы, за которой прочно утвердилось определение «теневыносливая».

Заключение

4-летние результаты анализа хвои текущего года подроста *Picea obovata* показали, что содержание изучаемых макроэлементов (N, P, K и Ca), особенно N и Ca, значительно варьирует в зависимости от экологических условий в пределах вырубки и характеризуется погодичной изменчивостью. Наиболее информативными представляются соотношения элементов, в частности важным показателем является Ca/K. Саженцы теневыносливой ели на плантациях в условиях полного солнечного освещения отличаются повышенным содержанием Ca в хвое текущего года по сравнению с хвоей подроста на вырубке, в которой отношение Ca/K ниже 1. Преобладание Ca над K сопровождается изменениями в метаболизме, внешними проявлениями которых являются аномалии в ростовых процессах саженцев и интенсивные повреждения их насекомыми.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобкова К. С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л., 1987. 156 с.

Бобкова К. С., Тужилина В. В., Сенькина С. Н. и др. Эколого-физиологические основы продуктивности сосновых лесов европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1993. 176 с.

Игошина Т. И., Алексеева-Попова Н. В., Секретарева Н. А. О накоплении минеральных элементов представителями семейств *Salicaceae* и *Ericaceae* на известковых и силикатных породах (юго-восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 38—48.

Ильина Т. М. Химический состав хвои ели аянской // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток, 1887. С. 144—153.

Кошельков С. П., Иваницкая Е. Ф. Изменение содержания хлорофилла и элементов питания в хвое подроста ели при вырубке полога лиственных пород и при внесении удобрений // Формирование эталонных насаждений. Ч. 2. Каунас: Гирионис, 1979. С. 150—151.

Лавриченко В. М., Журбицкий З. И. Соотношение элементов питания в растениях как видовое генотипическое явление // Агрохимия. 1976. № 9. С. 135—141.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 185 с.

Лукина Н. В. Сезонная динамика химического состава хвои сосны обыкновенной на Кольском полуострове // Лесоведение. 1996. № 1. С. 41—52.

Маркерт Б., Второва В. Н. Кадастры концентраций химических элементов лесных экосистем Восточной Европы // Изв. АН РАН. Сер. биол. 1995. № 5. С. 545—552.

Никонов В. В., Лукина Н. В. Биогеохимические функции лесов на северном пределе распространения. Апатиты, 1994. 315 с.

Паавилайнен Э. Применение минеральных удобрений в лесу. М., 1983. 96 с.

Петров-Спиридонов А. Е. Регуляторная роль калия и кальция в процессах жизнедеятельности растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1970. 43 с.

Попова М. П. Возможности использования косвенных методов оценки плодородия лесных почв // Лесное почвоведение. М., 1975. С. 42—57.

Сафронова Г. П., Нипа Л. Р. Содержание макроэлементов в хвое сеянцев ели сибирской // Изв. вузов. Лесн. журн. 1991. № 6. С. 17—21.

Смирнов В. В., Семенова В. Г. Содержание воды, органического вещества и зольных элементов в хвое различного возраста у ели обыкновенной // Лесоведение. 1969. № 5. С. 57—67.

Судачкова Н. Е., Осетрова Г. В., Вараксина Т. Н. Изменение биохимического состава сеянцев хвойных пород под влиянием минеральных удобрений // Физиолого-биохимические особенности древесных растений Сибири. М., 1971. С. 22—35.

Фирсова В. П., Павлова Т. С., Прокопович Е. В. Круговорот веществ в еловых лесах в геохимически сопряженных ландшафтах Урала // Экология. 1993. № 4. С. 33—39.

Эммерт Ф. Влияние взаимодействия ионов на состав растительных тканей // Анализ растений и проблема удобрений. М., 1964. С. 218—233.

Красноярская государственная
технологическая академия

Получено 7 II 1997

SUMMARY

Difference in contents of four macroelements (N, P, K, Ca) in the needle of *Picea obovata* of current year between young growth on felled area and seedlings on plantations are given. However, the joint levels of K and Ca were similar. Ca was predominant over K in seedling needles while the opposite was true for young growth needle. It was concluded that the disturbances in shoot formation found in seedlings growing on plantation under conditions of full radiation are associated with redistribution of Ca/K in favour of the former.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ АКСОНЫ

УДК 561.26

© Н. И. Стрельникова, Т. Ф. Козыренко, Т. К. Жаковщикова

НОВЫЙ РОД *HYALOPODA* СЕМЕЙСТВА *HYALODISCACEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

N. I. STRELNIKOVA, T. F. KOZYRENKO, T. K. JACKOVSCHIKOVA. A NEW GENUS *HYALOPODA* FROM THE FAMILY *HYALODISCACEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

При изучении в СЭМ *Coscinodiscus spiralis* выявлены признаки (форма и строение двугубых выростов), не характерные для рода *Coscinodiscus*, что позволило описать новый род *Hyalopoda*.

Coscinodiscus spiralis Hajos описан из кремнистых илов эоцен-олигоценового возраста Тасманова моря (Hajos, 1976). Морфология вида изучена автором только в световом микроскопе, характерной особенностью вида автор считает расположение ареол в виде спирально изогнутых рядов. Одновременно этот вид был встречен в палеогеновых отложениях Норвежского моря и определен Н. И. Стрельниковой как *Podosira* aff. *maxima* (Kütz.) Grun. (Dzinoridze et al., 1976). Сравнение в световом микроскопе *C. spiralis* из типового материала Hajos из Тасманова моря с *Podosira* aff. *maxima* из Норвежского моря показало их идентичность. Для готовящегося издания «Диатомовые водоросли России и сопредельных территорий» нами проведено изучение этого вида в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) JSM-35C. В результате выявлены черты, не свойственные роду *Coscinodiscus* в современном его понимании. Различия касаются прежде всего формы и расположения двугубых выростов, а также строения и формы ареол. По современным представлениям (Simonsen, 1979; Sims, 1989), двугубые выросты у видов рода *Coscinodiscus* могут располагаться либо краевым кольцом из мелких выростов и 2 крупных выростов, расположенных под углом 100—130° или напротив друг друга, либо кольцом мелких выростов по краю без дополнительных макровыростов. По этим признакам *C. spiralis* отличается от рода *Coscinodiscus*. По форме, строению и расположению двугубых выростов данный вид ближе всего к видам родов *Hyalodiscus* Ehr. и *Podosira* Ehr. (Round et al., 1990; Козыренко, Макарова, 1998). С родом *Hyalodiscus*, кроме того, данный вид сходен по строению ареол (локула с волой (?)) и наличию центрального поля, возможного аналога умбиликуса. По форме ареол и их расположению намечающимися пучками, характеру центрального поля данный вид близок к видам рода *Podosira* Ehr., но отличается от них наличием волы; не наблюдался также наружный сплошной велум, который, по данным Т. К. Жаковщиковой, свойствен роду *Podosira*.

Выявленные сходство и различия дают основание описать новый род *Hyalopoda* в составе того же сем. *Hyalodiscaceae*.

Род Hyalopoda Streln. gen. nov.

Cellulae solitariae. Frustula lentiformia biconvexa. Valvae subconvexae (tab. I, *1—6*) vel subplanae, margine hyalino angusto in cavitatem diaphragmatis ad instar incurrente. Structura ex areolis loculatis in seriebus spiraliter inflexis dispositis subfasciculatis, fasciculis ad peripheriam distinctioribus (tab. II, *3*, *4*), loculis late cylindricis (tab. II, *2*), velo externo ignoto, interno ad foramen vola (?) instructo. Area centralis hyalina parva (tab. I, *6*, *7*, *10*).

Rimoportulae parvae, irregulariter dispositae, in seriebus areolae locum tenentes, ad marginem ultimum sub diaphragmate anulatim dispositae (tab. 1, *10*, *11*), aperturis exterioribus obsoletis, interioribus elongatis rima angusta et labiis incrassatis praeditis radialiter dispositis in anulo vero valvae margini parallelis (tab. I, *10*, *11*; tab. II, *3*, *4*).

Genus marinum exstinctum.

Typus generis: *Hyalopoda spiralis* (Hajos) Kozyr. et Jack.

Клетки одиночные. Панцирь в виде двояковыпуклой линзы. Створки слабо выпуклые (табл. I, *1*—*6*), в форме часового стекла или почти плоские. Край створки узкий гиалиновый и вдается в полость створки наподобие диафрагмы (табл. II, *3*, *4*). Структура из локулярных ареол в спирально изогнутых рядах с тенденцией к образованию пучков, более отчетливых по периферии створки (табл. I, *2*, *3*). Локула ареолы широко цилиндрическая (табл. II, *2*), наружный велум не наблюдался, на внутренней поверхности в форамене ареолы имеется вола (?). В центре створки небольшое гиалиновое поле (табл. I, *6*, *7*, *10*). Двугубые выросты мелкие, располагаются без особого порядка, замещая в рядах одну из ареол, по самому краю створки под диафрагмой находится кольцо двугубых выростов (табл. I, *10*, *11*). На наружной поверхности створки отверстия двугубых выростов неотличимы от ареол, на внутренней поверхности — это удлиненные отверстия с узкой щелью и утолщенными губами, ориентированные радиально, а в краевом кольце — параллельно краю створки (табл. I, *10*, *11*; табл. II, *3*, *4*).

Морской вымерший род.

Тип рода *Hyalopoda spiralis* (Hajos) Kozyr. et Jack.

Hyalopoda spiralis (Hajos) Kozyr. et Jack. comb. nov. — *Coscinodiscus spiralis* Hajos, 1976, Init. Rep. DSDP, 35: 826, pl. 7, *1*—*3*, descr. ross. (non *Coscinodiscus spiralis* Karsten, 1905: 81, pl. 5, fig. *5a*—*b*). — *Podosira* aff. *maxima* (Kütz.) Grun. sensu Н. И. Стрельникова, 1976 в: Dzinoridze et al., Init. Rep. DSDP, 38: pl. 4, fig. *6*, *7*. — *Coscinodiscus hajosiae* Fenner, 1985, Plankt. Stratigraphy: 729, fig. 7, *25*.

Далее приведен латинский диагноз вида, так как при первоописании *Coscinodiscus spiralis* латинский диагноз отсутствовал.

Valvae 20—90 mcm in diam. Areolae in seriebus radialibus spiraliter inflexis dispositae, seriebus 16 pro 10 mcm, areolis 12—13 pro 10 mcm. Area centralis hyalina parva, 4—6 mcm in diam., interdum asymmetrice remota, vel areolis solitariis paucis notata. Rimoportulae ad faciem valvae interiorem irregulariter dispersae, facie exteriore aperturis areolis simillimis. Margo angustus hyalinus in cavitatem diaphragmatis ad instar incurrens, sub quo rimoportulae anulum marginalem formantes adsunt (tab. I, *1*—*11*; tab. II, *1*—*5*).

Typus: Mare Tasmanicum, in limis siliceis, eocaenum posterius. In collectione cathedrae Botanicae Facultatis Biologiae et Edaphologiae Universitatis Petropolitanae conservatur.

Species marina extincta.

Створки 20—90 мкм в диам. Ареолы в радиальных спирально изогнутых рядах, 16 рядов в 10 мкм, в ряду 12—13 ареол в 10 мкм. В центре створки маленькое неправильное гиалиновое поле, 4—6 мкм в диам., иногда асимметрично смещенное, или с несколькими отдельными ареолами. Двугубые выросты на внутренней поверхности створки рассеяны без особого порядка, на наружной поверхности их отверстия неотличимы от фораменов ареол. Край створки узкий, гиалиновый и вдается в полость створки наподобие диафрагмы, под которой и располагается краевое кольцо двугубых выростов. (Табл. I, *1*—*11*, табл. II, *1*—*5*).

Тип: Тасманово море, кремнистые илы, поздний эоцен. Материал Hajos. Хранится в коллекции кафедры ботаники биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского университета. Изотип — Норвежское море, эоцен. Хранится в коллекции кафедры ботаники биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского университета.

Морской вымерший вид.

Поздний мел (маастрихт) — формация Морено, штат Калифорния, США. Средний эоцен — Казахстан, Прикаспийская впадина, Норвежское море. Поздний эоцен—ран-

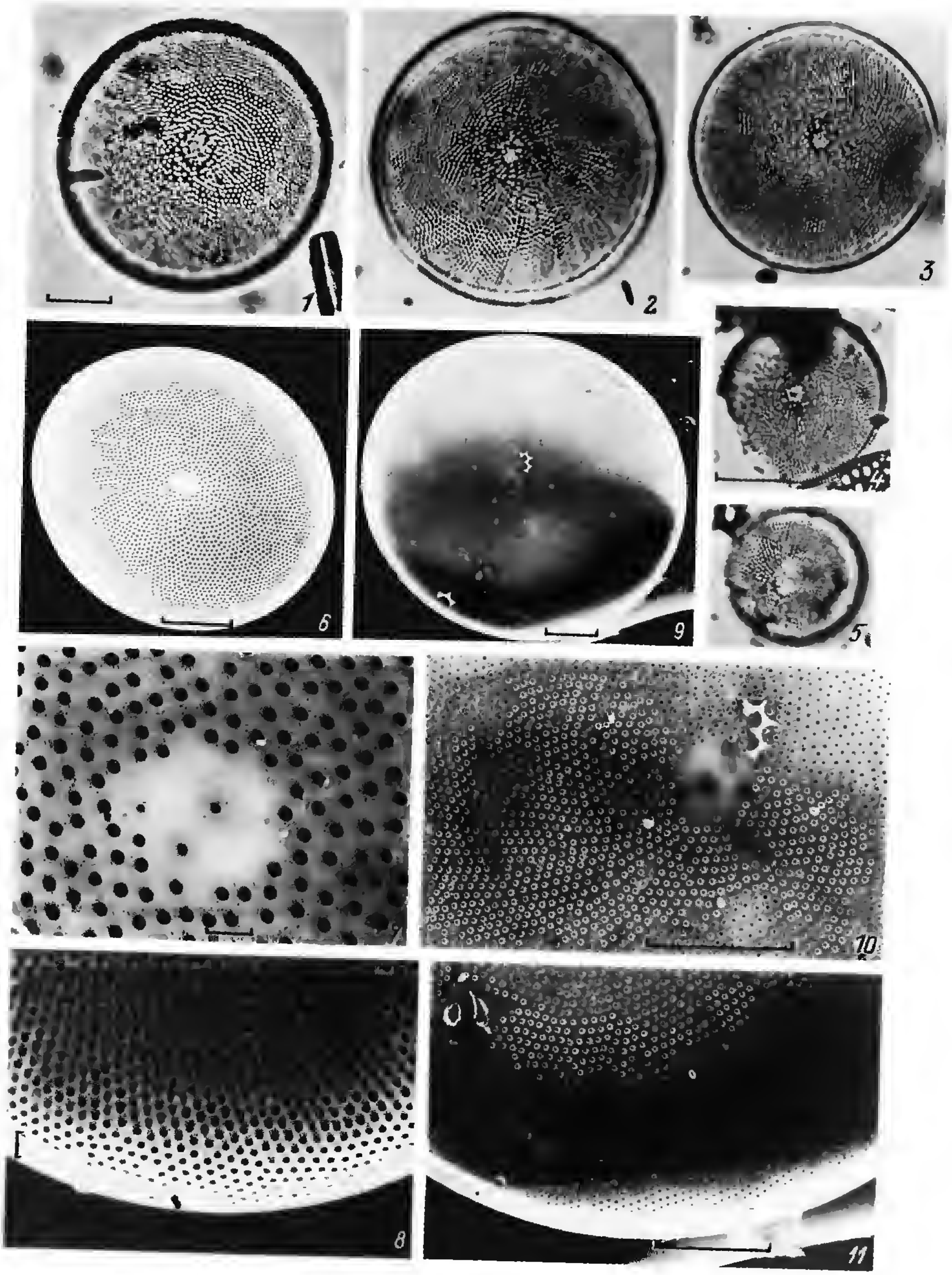


Таблица I. *Hyalopoda spiralis.*

1—5 — морфологическая изменчивость створок; *6—8* — наружная поверхность: *6* — структура створки, *7* — центр створки, *8* — край створки, *9—11* — внутренняя поверхность: *9* — структура створки, *10* — центр с разбросанными двугубыми выростами, *11* — край с кольцом двугубых выростов. *1—5* — СМ, *6—11* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—6, 9—11* — 10 мкм, *7, 8* — 1 мкм. *1—8* — Норвежское море, эоцен. *9—11* — США, штат Калифорния, формация Морено, маастрихт.

К с. 97

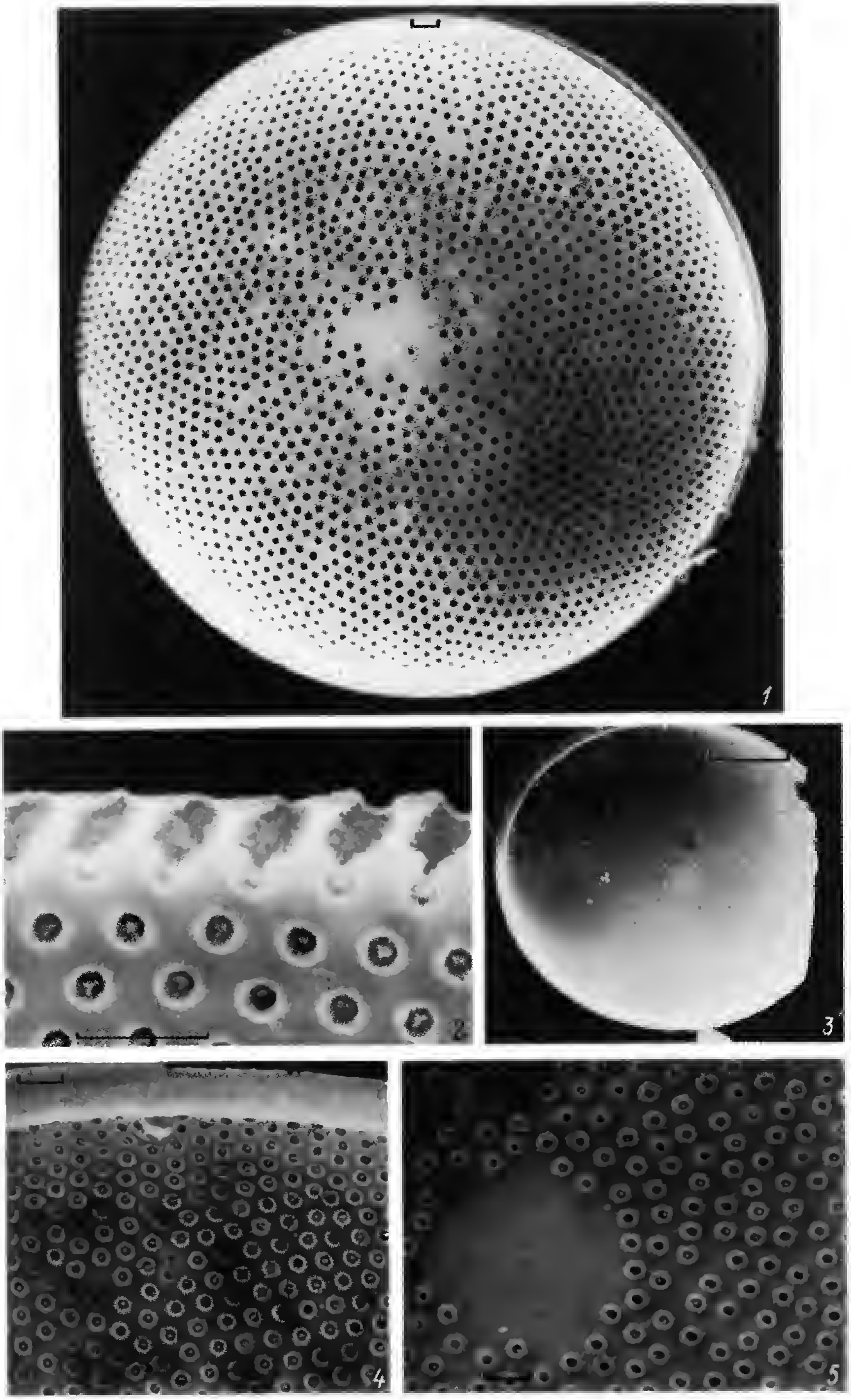


Таблица II. *Hyalopoda spiralis* (СЭМ).

1 — наружная поверхность створки; *2—5* — внутренняя поверхность створки: *2* — ареолы с волой в форамене, *3* — структура створки, *4* — двугубый вырост по краю, *5* — двугубый вырост в средней части створки. Масштабная линейка: *1, 2, 4, 5* — 1 мкм, *3* — 10 мкм; *1* — Норвежское море, эоцен; *2—5* — США, штат Калифорния, формация Морено, маастрихт.

ний олигоцен — Тасманово море. Ранний олигоцен — Атлантический океан (северо-западная Африка).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-48993).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Козыренко Т. Ф., Макарова И. В. Ревизия рода *Hyalodiscus* (*Bacillariophyta*) на территории России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 4. С. 138—141.

Dzinoridze R. N., Jouse A P., Koroleva-Nagaeva G. S. et al. Diatom and radiolarian cenozoik stratigraphy, Norwegian Basin; DSDP Leg 38 // Init. Rep. DSDP. Washington, 1976. Vol. 38. P. 289—427.

Fenner J. Late Cretaceous to Oligocene planktic diatoms // Plankton Stratigraphy. Cambridge, 1985. P. 713—762.

Hajos M. Upper Eocene and Lower Oligocene *Diatomaceae*, *Archaeomonasdaceae*, and *Silicoflagellatae* in southwestern Pacific sediments; DSDP Leg 29 // Init. Rep. DSDP. Washington, 1976. Vol. 35. P. 817—883.

Karsten G. Das Phytoplankton des Antarktischen Meeres nach dem Material der Deutschen Tiefsee-Expedition auf den Dampfer «Valdivia» 1898—1899. 1905. Vol. 2, Pt 2. P. 1—136.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge, 1990. 747 p.

Simonsen R. The diatom system: ideas on phylogeny // Bacillaria. 1979. Vol. 2. P. 9—71.

Sims P. Some Cretaceous and Paleocene species of *Coscinodiscus*: a micromorphological and systematic study // Diatom Research. 1989. Vol. 4. N 2. P. 351—371.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 3 XI 1997

УДК 582.998 (479)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

© О. В. Чернева

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕКЦИЙ *STECHMANNIA* И *DERDERIA* РОДА *JURINEA* (*ASTERACEAE*)

O. V. TSCHERNEVA. SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE SECTIONS *STECHMANNIA* AND *DERDERIA* OF THE GENUS *JURINEA* (*ASTERACEAE*)

Представлен критический обзор видов секций *Stechmannia* и *Derderia* рода *Jurinea*. В состав секций внесены изменения. Уточнены границы и дополнены описания секций, секции разделены на группы родства — подсекции. Все это позволяет оценить разнообразие подсекций и их распространение.

Настоящая работа является продолжением критической ревизии видов рода *Jurinea* Cass. (Чернева, 1998). Монографического обзора видов рода *Jurinea* Cass. до настоящего времени не существует. Известный знаток рода М. М. Ильин (1962) разработал систему рода для видов, произрастающих только на территории СССР. В связи с этим систематическое положение видов, произрастающих за его пределами, неясно. Кроме того, за последние 35 лет накопился большой гербарный материал со всего ареала рода, требующий критической обработки. Все это достаточный повод для того, чтобы приступить к составлению конспекта видов рода, что позволит уточнить границы ареалов видов, уточнить их таксономическую принадлежность и в результате составить монографический обзор видов рода и разработать более полную и уточненную систему рода.

Наше исследование основано в основном на изучении обширного гербарного материала главным образом из коллекций Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН РАН) (LE), где хранятся типы и изотипы большинства видов рода, и литературных источников.

Секция 1. *Stechmannia* (DC.) Iljin, 1962, Фл. СССР, 27: 647. — *Stechmannia* DC. 1838, Prodr. 6: 543.

Корзинки одиночные на верхушках стеблей, многоцветковые (15—25). Обертки бокаловидные или конические. Листочки обертки многорядные, все заостренные в остевидные или крепкие колючки. Семянки продолговатые, голые, гладкие или продольно-штриховатые, на верхушке с многозубчатой окраиной. Венчики все вверх торчащие, 25—35 мм дл. Щетинки хохолка белые, розовые или рыжеватые, перистые, иногда коротко перистые. Растения многостебельные, стебли простые или незначительно ветвистые, узловатые, иногда по узлам изломанные, ребристые или угловатые, реже прутьевидные, жесткие, вильчато-ветвистые в средней части. Невысокие полукустарники с одревесневшими, сильно ветвистыми каудексами, обычно покрытыми остатками черешков старых листьев. Все листья цельные, стеблевые сидячие, низбегающие с одной только стороны, цельнокрайные или с отдельными зубчиками, с сильно завернутым вниз краем или плосковатые.

Тип: *J. staehelinae* (DC.) Boiss.

Подсекция 1. Pulvinatae Tschern. subsect. nov. — Caules nodosi, ad nodos valde infracti, 5—10 cm alti, simplices vel parce ramosi. Folia caulina calathidiorum basin fere attingentia. Involucri phylla rigida, basi dilatata, apice in spinas firmas carinatas abeuntia, varie directa.

Typus: *J. antonowii* C. Winkl.

Стебли узловатые, сильно изломанные по узлам, 5—10 см выс., простые или незначительно ветвистые. Стеблевые листья доходят почти до основания корзинок. Листочки обертки жесткие, у основания расширенные, к верхушке заостренные в килеватые крепкие колючки, различно ориентированные.

Тип: *J. antonowii* C. Winkl.

1. *J. antonowii* C. Winkl. 1890, Тр. Петерб. бот. сада, 11, 1: 145, таб. 3, фиг. 4; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27: 648; Rech. f. et Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 200; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10: 392.

Описан из Туркменистана. Лектотип (Rechinger, Wagenitz, 1979): «In montibus prope Germab, 31 V 1889, A. Antonow» (LE).

Туркменистан (хребет Копетдаг).

Широко распространенный в Копетдаге горный вид, несколько варьирует по морфологическим признакам.

2. *J. mallophora* Rech. f. et Koeie, 1955, Dan. Biol. Skr. 8, 2: 174; Rech. f. et Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 202.

Описан из Ирана. Тип: «Bamian: Band-i-Amir, 2800–3000 m, N 2852, Koeie» (W).

Иран (вост., сев.-вост. и центр.).

Вид очень близок к *J. antonowii*, от которого отличается листочками обертки, заостренными в килеватые, сильно отогнутые наружу, колючие остроконечия, и белыми щетинками хохолка.

3. *J. ludmilae* Iljin, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19: 392, рис. 2; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27: 651; Rech. f. et Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran, 139a: 200; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10: 392. — *Stechmannia ludmilae* (Iljin) Soják, 1962, Novit. Bot. Prag.: 48.

Описан из Туркменистана. Тип: «Центральный Копетдаг, хребет Келят, 1000 м над ур. м., полынная полупустыня, осыпь, 21 V 1954, Л. Медведева» (LE).

Туркменистан (хребет Копетдаг).

Вид близок к *J. antonowii* и *J. mallophora*, от которых хорошо отличается прямо вверх оттопыренно торчащими колючими остроконечиями почти равных по длине листочков обертки.

Подсекция 2. Dumulosae Tschern. subsect. nov. — Caules nodosi, simplices vel parce ramosi, subinfracti, (10)20—30 cm alti. Folia caulina superiora diminuta, calathidia haud attingentia. Involucri phylla coriacea, basi ovata vel oblongo lanceolata, apice in spinas tenues plerumque reflexas acutata.

Typus: *J. dumulosa* Boiss.

Стебли узловатые, простые или незначительно ветвистые, слегка изломанные, (10)20—30 см выс. Верхние стеблевые листья уменьшенные, до корзинок не доходят. Листочки обертки кожистые, у основания яйцевидные или продолговато-ланцетные, к верхушке заостренные в тонкие, обычно отклоненные колючки.

Тип: *J. dumulosa* Boiss.

4. *J. staehelinae* (DC.) Boiss. 1845, Diagn. Pl. Or. Nov. ser. 1, 6: 3; Rech. f. 1959, Ark. Bot. (Stockholm), ser. 2, 5, 1: 456. — *Stechmannia staehelinae* DC. 1838, Prodr. 6: 543.

Описан из Ливана. Тип: «In monte Libano, N 3158, Aucher» (G).

Ливан (хребты Ливан, Антиливан — вост.), Сирия (хребты Антиливан — зап., Хермон).

5. *J. dumulosa* Boiss. 1875, Fl. Or. 3: 569; Rech. f. et Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 196, tab. 190. — *Stechmannia dumulosa* (Boiss.) Soják, 1962, Novit. Bot. Prag.: 48.

Описан из Ирана. Лектотип (Чернева, h. l.): «In Persia inter Tebbes et Herat, Bunge» (LE, изолектотип — G).

Иран (зап., южн., вост. и центр), Афганистан (юго-зап.).

6. *J. lydiae* Iljin, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19: 390, рис. 1; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10: 392. — *Stechmannia lydiae* (Iljin) Soják, 1962, Novit. Bot. Prag.: 48.

Описан из Туркменистана. Тип: «Хребет Малые Балханы, близ родника Чал-су, 400 м над ур. м., полынные полупустыни и солянковые пустоши, 11 VI 1954, Л. Маркова и Л. Медведева» (LE).

Туркменистан (хребет Малые Балханы).

Вид очень близок *J. dumulosa* Boiss., от которого отличается розовыми, 30—35 (а не белыми, 20—25) мм дл., венчиками и рыжеватыми, 20—25 (а не белыми, 7—12) мм дл., щетинками хохолка.

Подсекция 3. Ramosissimae Tschern. subsect. nov. — Caules divaricatim ramosi, angulato costati, (10)20—40 cm alti. Folia caulina diminuta, calathidia haud attingentia. Involucri phylla planiuscula, coriacea, apice in spinam aristiformem brevem, 1—3 mm long, tenuem subito acutata.

Typus: *J. ramosissima* DC.

Стебли растопыренно ветвистые, угловато ребристые, (10)20—40 см выс. Стеблевые листья уменьшенные, до корзинок не доходят. Листочки обертки плосковатые, кожистые, к верхушке внезапно заостренные в остевидную, короткую, 1—3 мм дл., тонкую колючку.

Тип: *J. ramosissima* DC.

7. *J. ramosissima* DC. 1838, Prodr. 6: 667; Rech. f. et Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 197, tab. 191. — *Stechmannia ramosissima* (DC.) Jaub. et Spach, 1842, Ill. Pl. Or. 1: tab. 66. — *Jurinea straussii* Bornm. 1913, Feddes Repert. 12: 280. — *J. sarhaddensis* Rech. f. 1951, Anzeig. Akad. Wiss. (Wien), 88: 264. — *Stechmannia straussii* (Bornm.) Soják, 1962, Novit. Bot. Prag.: 48.

Описан из Ирана. Тип: «In Persia circa Ispahan, N 3849, Aucher-Eloy» (G).

Иран (зап., южн., вост. и центр.), Афганистан (юго-зап.).

8. *J. stenocalathia* Rech. f. 1979, Fl. Iran. 139a: 198, tab. 192.

Описан из Ирана. Тип: «Yazd: 130 km a Surmag versus Yazd trans jugum Deh-e Shir, 2300 m, 11 X 1974, N 15114, Foroughi et Assadi» (W).

Иран (вост. и центр.).

9. *J. gabrielae* Bornm. 1934, Feddes Repert. 36: 166; Rech. f. et Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 199, tab. 193. — *Stechmannia gabrielae* (Bornm.) Soják, 1962, Novit. Bot. Prag.: 48.

Описан из Ирана. Тип: «Kuhistan. Montes Bakaran a Birjand meridiem versus sitae, 1900—2000 m, 19 IX 1933, N 5, Gabriel» (B).

Иран (сев.-вост.).

Подсекция 4. Eriobases Tschern. subsect. nov. — Caules virgati rigidi, parte media furcatim ramificati vel plus minusve simplices vel ramulis tantum solitariis praediti angulati, ad nodos subinfracti, 15—40 cm alti. Folia caulina ad apicem caulis diminuta, calathidia haud attingentia. Involucri phylla planiuscula, coriacea, apice in spinulam aristiformem tenuem erectam vel extrorsum reflexam, 3—5 mm long. subito acutata.

Typus: *J. eriobasis* DC.

Стебли прутьевидные, жесткие вильчато-ветвистые в средней части либо более или менее простые или только с одиночными веточками, угловатые, по узлам слегка изломанные, 15—40 см выс. Стеблевые листья к верхушке стебля уменьшенные, до корзинок не доходят. Листочки обертки плосковатые, кожистые, к верхушке внезапно заостренные в тонкую, остевидную, вверх торчащую или отогнутую наружу, 3—5 мм дл., колючечку.

Тип: *J. eriobasis* DC.

10. *J. eriobasis* DC. 1838, Prodr. 6: 675; Danin a. P. H. Davis, 1975, Fl. Turk. 5: 441; Rech. f. et Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 199, tab. 194. — *Derderia eriobasis* (DC.) Jaub. et Spach, 1847, Ill. Pl. Or. 2: tab. 179. — *Stechmannia eriobasis* (DC.) Soják, 1962, Novit. Bot. Prag.: 48.

Описан из Ирана. Тип: «Persia, N 3201, Aucher-Eloy» (G, изотипы — W, LE).

Турция (вост.), Иран (зап., южн. и центр.).

11. *J. mesopotamica* Hand.-Mazz. 1913, Ann. Naturh. Mus. (Wien), 27, 4: 443, tab. 17, fig. 9, tab. 18, fig. 1; Danin a. P. H. Davis, 1975, Fl. Turk. 5: 441.

Syntypi: [Iraq] «Kalkmergel in Wadi Schilu und am Abstieg gegen Bara im westlichen Dschebel Sinschar, 11 VI 1910, N 1557, Handel-Mazzetti» (W); [Syria] «Kalkhange und Plateau des Dschebel Abd el Asis ober Gharra, 21, 22 VI 1910, N 1735, Handel-Mazzetti» (W); [Turkey] «Steinige Steppe oberhalh Urfa und weiter nordlich gegen den Euphrat bei Sarindschok; stets nicht selten, 500—900 m, Handel-Mazzetti» (W).

Ирак (сев.-зап.), Сирия (сев.-вост.), Турция (вост.).

Вид близок к *J. eriobasis*, от которого отличается более густо облиственными, более толстыми, 2.5—4.0 (а не 1—1.5) мм в диам., стеблями, более длинными и широкими, 60—65 мм дл. и 5—8 мм шир. (а не 10—50 мм дл. и 0.5—2 мм шир.), средними стеблевыми листьями, более мелкими и узкими верхними листьями, более крупной, 20—25 мм дл. и 7—10 мм шир. (а не 20—23 мм дл. и 6—8 мм шир.), оберткой, более короткоперистыми щетинками хохолка.

12. *J. catharinae* Iljin, 1928, Изв. Главн. бот. сада СССР, 27, 1: 81; Rech. f. et Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 201, tab. 196. — *Stechmannia catharinae* (Iljin) Soják, 1962, Novit. Bot. Prag.: 48.

Описан из Ирана. Тип: «Khorassan, ad septentr. a Mesched, prope pagum Kjardy, 1924, N 356, C. Czerniakovska» (LE).

Иран (вост.).

13. *J. kultiassovii* Iljin, 1960, Бот. мат. (Ленинград), 20: 352; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27: 649; Rech. f. et Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 201; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10: 392.

Описан из Туркменистана. Тип: «На глинистых осыпях, вблизи развалин аула Шорлак, 14 VI 1941, № 45, Блиновский» (LE).

Туркменистан (хребет Копетдаг).

Секция 2. *Derderia* (Jaub. et Spach) Iljin, 1962, Фл. СССР, 27: 647. — *Derderia* Jaub. et Spach, 1843, Ill. Pl. Or. 1: 129.

Корзинки одиночные на верхушках ветвей или в количестве 2—7 на укороченных (2—5 см дл.) веточках, почти в щитковидном соцветии. Обертки яйцевидно-чашевидные или конические. Листочки обертки многорядные, шиловидно или остевидно заостренные. Семянки продолговатые, голые, гладкие, иногда продольно-штриховатые, железистые, на верхушке с удлиненно-зубчатой окраиной. Венчики все вверх торчащие, 25—50 мм дл. Щетинки хохолка белые или желтоватые, перистые. Стебли от основания ветвистые, густо олиственные. Стеблевые листья доходят почти до основания корзинок, иногда их окружают. Невысокие многолетние растения с одревесневшими каудексами и густо олиственными ветвями.

Тип: *J. macrocephala* DC.

Подсекция 1. Oblongifoliae Tschern. subsect. nov. — Ser. *Oblongifoliae* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27: 644, descr. ross.

Folia caulina integra integerrima, basi apiceque angustata, sessilia, exauriculata. Calathidia ramos terminantia solitaria.

Typus: *J. aucheriana* DC.

Стеблевые листья цельные, цельнокрайные, к основанию и верхушке суженные, сидячие, без ушек. Корзинки одиночные на верхушке ветвей.

Тип: *J. aucheriana* DC.

1. *J. aucheriana* DC. 1838, Prodr. 6: 674; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27: 644; Danin a. P. H. Davis, 1975, Fl. Turk. 5: 447. — *J. oblongifolia* Boiss. et Hausskn. 1875, in Boiss. Fl. Or. 3: 578, pro syn. *J. aucheriana* DC. — *Derderia cheirifolia* Jaub. et Spach, 1846, Ill. Pl. Or. 2: tab. 180.

Описан, очевидно, из Турции. Тип: «Persia (?), N 3500, Aucher-Eloy» (G, изотипы — K, P).

Турция (центр. и вост.).

Указание Ильина (1962) на распространение вида в Иране и в Южном Закавказье не подтвердилось. В гербарии БИН (LE) типовых экземпляров вида нет. Приведенный Ильиным (1962: 645) как тип вида экземпляр Aucher-Eloy, N 3204, является типом *J. macrocephala* DC.

2. *J. brevicaulis* Boiss. 1860, in Tchihat. Asie Min. Bot. 2: 347; Danin a. P. H. Davis, 1975, Fl. Turk. 5: 447.

Описан из Турции. Тип: «Inter pagos Mikary et Melekcherif (ad ONO urbis Ersindjan) alt. 1900 m, 1858, N 846, Tchihatcheff»(G).

Турция (вост.).

Подсекция 2. Macrocephalae Tschern. subsect. nov. — Folia caulina integra, integerrima, basi cordatim amplexicaulia, auriculis parvis praedita. Calathidia solitaria, ramos terminantia, foliis caulinis superioribus plerumque cincta.

Typus: *J. macrocephala* DC.

Стеблевые листья цельные, цельнокрайные, у основания сердцевидно стеблеобъемлющие, с небольшими ушками. Корзинки одиночные; на верхушках ветвей, как правило, окружены верхними стеблевыми листьями.

Тип: *J. macrocephala* DC.

3. *J. macrocephala* DC. 1838, Prodr. 6: 674; Danin a. P. H. Davis, 1975, Fl. Turk. 5: 447; Rech. f. et Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 192. — *Derderia macrocephala* (DC.) Jaub. et Spach, 1843, Ill. Pl. Or. 1: 129, tab. 67. — *J. salicifolia* Boiss. 1875, Fl. Or. 3: 580. — *J. macrocephala* DC. subsp. *macrocephala*: Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 192, tab. 186.

Описан из Ирана. Тип: «In Persia prope Esfahan, N 3204, Aucher» (G).

Иран (сев., зап. и центр.), Турция (центр.).

4. J. elbursensis (Wagenitz) Tschern. stat. nov. — *J. macrocephala* DC. subsp. *elbursensis* Wagenitz, 1979, in Rech. f. Fl. Iran. 139a: 193, tab. 187.

Описан из Ирана. Тип: «In valle Talagon, m. Elburs, 13 VII 1843, N 510, Kotschy» (W, изотипы — G, LE).

Иран (центр. — горы Эльбурс).

Отличается от *J. macrocephala* DC. более высокими стеблями, до 50 (а не 20—35) см выс., более мелкими, 27—36 (а не 40—47(50)) мм дл., более или менее рыхло паутинистыми, позднее оголяющимися (а не густо войлочными) обертками, более мелкими, около 30 (а не 40—50) мм дл., венчиками и более короткими, 22—23 (а не (25)28—31(34)) мм дл., щетинками хохолка.

5. *J. multicaulis* DC. 1838, Prodr. 6: 674: Rech. f. et Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 193, tab. 188.

Описан из Ирана. Тип: «Persia, N 3505, Aucher-Eloy» (G).

Иран (зап.).

Вид близок к *J. macrocephala*, от которого отличается зеленоватыми, голыми (а не прижато войлочными) стеблями и листьями. Стеблевые листья верхние заметно уменьшенные, более или менее от корзинки отдаленные, ее не покрывающие (а не доходящие до корзинки и 1/4—3/4 ее покрывающие). Обертка до 30 мм дл., головатая (а не 36—40 мм дл., прижато серовойлочная). Венчики до 40 (а не 40—50) мм дл. Хохолок 28 (а не 28—31) мм дл.

6. *J. ramulosa* Boiss. et Hausskn. 1875, in Boiss. Fl. Or. 3: 580; Danin a. P. H. Davis, 1975, Fl. Turk. 5: 450.

Описан из Турции. Тип: «In vineis Syriae boreali-occidentalis prope Marasch, Haussknecht» (G, изотип — LE).

Турция (южн.).

7. *J. proteoides* Boiss. et Hausskn. 1875, in Boiss. Fl. Or. 3: 579; Rech. f. et Wagenitz 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 194.

Описан из Ирана. Тип: «In planitie Ardell ditionis Bachtiaris Persia occid. Haussknecht» (G).

Иран (зап.).

Вид близок к *J. macrocephala*, от которого хорошо отличается наружными листочками обертки, почти туповатыми или с небольшим отогнутым наружу острием на верхушке.

8. *J. inuloides* Boiss. et Hausskn. 1875, in Boiss. Fl. Or. 3: 581; Rech. f. et Wagenitz. 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 195, tab. 189.

Описан из Ирана. Тип: «In graminosis rupestribus montium Avroman et Schahu Kurdistaniae Persicae 5—8000' ped., Haussknecht» (G, изотипы — JE, W, WU).

Иран (зап.).

От всех остальных видов подсекции хорошо отличается наружными и средними колюче заостренными, наружу отклоненно загнутыми листочками обертки.

9. *J. cypria* Boiss. 1886, Suppl. Fl. Or.: 311.

Описан с о-ва Кипр. Тип: «In vineis ad Spielia montis Adelphe Cypri, N 788, Sint. et Rigo» (G, изотип — LE).

О-в Кипр.

Подсекция 3. Auriculatae Tschern. subsect. nov. — Ser. *Auriculatae* Iljin, 1962. Фл. СССР, 27: 645, descr. ross.

Folia caulina margine sinuato-dentata vel integerrima, ovata vel oblongo-ovata, sessilia. semiamplexicaulia, auriculata, calathidia attingentia, sed non tegentia. Calathidia ramos elongatos terminantia, solitaria.

Typus: *J. derderioides* C. Winkl.

Стеблевые листья по краю выемчато-зубчатые или цельнокрайные, яйцевидные или продолговато-яйцевидные, сидячие полустеблеобъемлющие, с ушками, доходящие до корзинки, но ее не покрывающие. Корзинки одиночные на концах удлиненных ветвей.

Тип: *J. derderioides* C. Winkl.

10. *J. derderioides* C. Winkl. 1886, Тр. Петерб. бот. сада, 9, 2: 524; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27: 645; Rech. f. et Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 195; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10: 391.

Описан из Туркменистана. Лектотип (Чернева, h. l.): «Prope puteum Utsch Hadschi ad septentrionem versus a Merw situm, 13—25 V 1884, A. Regel» (LE, изолектотипы — GOET, W).

Казахстан (приаральские пустыни, Прикаспийская низменность, Устюрт, Кызылкум); Узбекистан (Устюрт, долина р. Амударья, Кызылкум); Туркменистан (долина р. Амударья, пески Сундукли, Каракум).

11. *J. transhyrcanica* Iljin, 1925, Тр. Туркест. научн. общ. 2: 17; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27: 645; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10: 391.

Описан из Туркменистана. Тип: «У кол. Даз-Кую, 16 V 1912, № 281, Д. Гедеванов и Д. Драницын» (LE).

Туркменистан (Заунгузский Каракум: окр. колодца Даз-Кую, Такыр-Дашлы, к юго-вост. от оз. Кара-Тегелек).

12. *J. eximia* Tek. 1938, Бот. мат. (Ленинград), 7, 6: 123, таб.; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27: 646; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10: 391.

Описан из Казахстана. Тип: «Montes Kara-Tau syrdarjenses; in decliviis lapidosis Karn-Dzharyk, alt. 900 m s. m. 5 VII 1935, N 400, Tekutjev» (LE).

Казахстан (Зап. Тянь-Шань: хребет Кара-Тау).

13. *J. cordata* Boiss. et Hausskn. 1875, in Boiss. Fl. Or. 3: 581; Rech. f. et. Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 194.

Описан из Ирана. Тип: «Ad rupes calcareas montis Dalechani Kurdistaniae Persicae supra Sungur 9000' ped. Haussknecht» (G, изотип — JE).

Иран (зап.).

Подсекция 4. Pendulifoliae Tschern. subsect. nov. — Ser. *Pendulifoliae* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27: 647, descr. ross.

Folia caulina integra vel sinuato-dentata, basi dilatata, sessilia, exauriculata, plerumque pendula, superiora calathidia non attingentia, ea haud cingentia. Calathidia ramos terminantia solitaria.

Typus: *J. karabugasica* Iljin.

Стеблевые листья цельные или выемчато-зубчатые, у основания расширенные, сидячие, без ушек, как правило, повислые, верхние листья до корзинки не доходят и ее не окружают. Корзинки одиночные на концах ветвей.

Тип: *J. karabugasica* Iljin.

14. *J. ancyrensis* Bornm. 1936, Feddes Repert. 41: 189, tab. 233; Danin a. P. H. Davis, 1975, Fl. Turk. 5: 448; Rech. f. et Wagenitz, 1979, in Rech. f., Fl. Iran. 139a: 194.

Описан из Турции. Тип: «Angora, 1844, Noe» (JE).

Иран (зап.), Турция (центр. и вост.), Сирия (сев.).

15. *J. karabugasica* Iljin, 1937, Бот. мат. (Ленинград), 7, 3: 54, таб. 2; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27: 647; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10: 392.

Описан из Туркменистана. Тип: «Turcomania borealis. Karabugaz, A. Pobedimova» (LE).

Туркменистан (Заузбой: залив Карабугаз, сев. коса, г. Дюльдюль-ата).

Подсекция 5. Cataonicae Tschern. subsect. nov. — Folia caulina integra, integerrima, basi cordatim amplexicaulia, auriculis minutissimis praedita, superiora calathidia attingentia, sed ea haud cingentia. Calathidia 2—7, ramulos abbreviatos 2—5 cm long. terminantia, inflorescentiam subcorymbosam formantia.

Typus: *J. cataonica* Boiss. et Hausskn.

Стеблевые листья цельные, цельнокрайные, у основания сердцевидно стеблеобъемлющие, с очень маленькими ушками, верхние листья доходят до корзинки, но ее не окружают. Корзинки в числе 2—7 на концах укороченных, 2—5 см дл., веточек, почти в щитковидном соцветии.

Тип: *J. cataonica* Boiss. et Hausskn.

16. *J. cataonica* Boiss. et Hausskn. 1875, in Boiss. Fl. Or. 3: 580; Danin a. P. H. Davis, 1975, Fl. Turk. 5: 448.

Описан из Турции. Лектотип (Чернева, h. l.): «In Tauri Cataonici montibus Begdagh, 1865, Haussknecht» (LE, изолектотипы — K, E).

Турция (вост.).

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 97-04-49832).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильин М. М. Наголоватка — *Jurinea* Cass. // Флора СССР. М.; Л., 1962. Т. 27. С. 538—704.

Чернева О. В. Критический обзор видов секций *Corymbosae* Benth. и *Suffrutices* Iljin рода *Jurinea* Cass. (*Asteraceae*) // Новости сист. высш. раст. 1998. Т. 31.

Rechinger K. H., Wagenitz G. Jurinea // Flora Iranica. Graz, 1979. Lfg. 139a. S. 286.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 II 1998

УДК 582.931.6 (479) Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

© **Н. Н. Имханицкая**

СЕМЕЙСТВО *OLEACEAE* ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА.
1. РОДЫ *JASMINUM* И *FRAXINUS*

N. N. IMKHANITSKAYA. THE FAMILY *OLEACEAE* IN THE CAUCASIAN FLORA. 1. THE GENERA *JASMINUM* AND *FRAXINUS*

Приведен конспект дикорастущих кавказских видов *Jasminum* и *Fraxinus* с указанием основных синонимов, типов и географического распространения, дан ключ для их определения.

В настоящей работе представлена первая часть конспекта дикорастущих видов и подвидов сем. *Oleaceae* Hoffmanns. et Link флоры Кавказа, включающая роды *Jasminum* L. и *Fraxinus* L., расположенные по системе, принятой А. Л. Тахтаджяном (Takhtajan, 1997 : 450). Указания на распространение и типы даны по материалам гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург, LE), Института ботаники им. Н. Н. Кецховели АН Грузии (Тбилиси, TBI) и Государственного музея Грузии им. С. Н. Данашиа (Тбилиси, TGM), а также литературным источникам. Распространение видов дается по районам, принятым для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СЕМ. *OLEACEAE*

1. Листья тройчатые или непарноперистые . . . . 2.
+ Листья простые . . . . 3.
2. Цветки с двойным околоцветником; венчик с длинной узкой трубкой и 5-раздельным (у кавказских видов) отгибом, в почкосложении черепитчатый. Плод — двойчатая ягода (1 плодик часто недоразвит), иногда разделяющаяся продольно, с 1—2 семенами в каждом гнезде. Листья тройчатые или непарноперистые, очередные или супротивные. Кустарники . . . . 1. *Jasminum*.
+ Цветки (у кавказских видов) без околоцветника, в боковых соцветиях, появляющихся до распускания листьев. Плод — крылатка. Листья непарноперистые, супротивные или мутовчатые. Деревья . . . . 2. *Fraxinus*.
3. Цветки в верхушечном метельчатом соцветии. Плод — ягодообразная 2-гнездная костянка с 1—2 семенами в каждом гнезде. Листья цельнокрайные, вечнозеленые или опадающие . . . . 3. *Ligustrum*.
+ Цветки в пазушных пучках. Плод — костянка. Листья цельнокрайные или пильчатые по краю, вечнозеленые . . . . 4. *Osmanthus*.

Subfam. 1. *Jasminoideae* (Juss.) Knobl. (emend. H. Taylor, 1945)

Tribus 1. *Jasmineae*

1. *Jasminum* L.

1753, Sp. Pl. : 7; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 7.

1. Листья очередные, тройчатые (реже с 1—2 или 4 листочками). Цветки желтые, без запаха. Прямостоячий кустарник с прутьевидными зелеными ветвями . . . 1. *J. fruticans*.
+ Листья супротивные, непарноперистые с 5—7(9) листочками, верхушечный (непарный) более крупный, на длинном крылатом черешочке. Цветки белые, душистые. Лазящий кустарник . . . . 2. *J. officinale*.

Sect. 1. *Alternifolia* DC.

1. *J. fruticans* L. 1753, Sp. Pl. : 7. — *J. syriacum* Boiss. et Gaill. 1859, in Boiss. Pl. Nov. Or. ser. 2, 6 : 120.

Описан из Южной Европы («in Europa australi»). Лектотип (Green, 1961 : 382, «Holotype») : «Herb. Cliff. : 5, *Jasminum* N 3» (BM).

ЗК: Адаг.-Пшиш.; ВК: В. Сулак. (сев. — Чир-юрт), Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл.; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ (все районы, кроме Севан.); Т.

Указан для Предкавказья и Западного Закавказья (Васильев, 1952 : 525; Мулкиджанян, 1980 : 14); ЗЗ: Абх., Инг.-Рион. и Рион.-Квир. (Ledebour, 1847 : 41; Köppen, 1888 : 591; Кузнецов, 1903 : 267; Гроссгейм, 1932 : 223, 224); ЮЗЗ (Гроссгейм, 1949 : 273; Махатадзе, 1986 : 182, но не приводится С. Г. Тамамшян, 1967 : 201), Араг. (Кузнецов, 1907 : 537, но не приводится Я. И. Мулкиджаняном, 1980 : 14).

Южн. и Вост. (горный Крым) Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, зап. Сирия, Ливан, Палестина, сев.-вост. Ирак, сев. Иран), Ср. (южн. Туркмения — Западный Копетдаг) Азия; сев.-зап. Африка (Марокко, Алжир, Тунис) (Browicz, 1984 : 21, map 27; Heller, Heyn, 1986 : 19; Связева, Кубли, 1986 : 126, карта 72 А).

Примечание. Указания на присутствие *J. fruticans* в других районах Зап. Закавказья, кроме Туапсе-Адлерского, сомнительны и основаны на старых гербарных сборах (А. Д. Нордманн — Абхазия; Э. И. Эйхвальд — Мингрелия; И. А. Гильденштедт — Имеретия), приведенных для этого вида С. F. Ledebour (1847) и, со ссылкой на него, последующими авторами, а также на ошибочно отнесенном к *J. fruticans* образце *J. officinale* из Кутаиси, собранном, очевидно, Фриком (а не Г. И. Радде, как указано Н. И. Кузнецовым (1903 : 267)) (см. Радде, 1901 : 126). Они не подтверждены новыми гербарными материалами. *J. fruticans* не указан для районов Зап. Закавказья Ш. И. Кутателадзе (1952 : 80; 1964 : 325; 1985 : 117), Колхиды — Н. М. Альбовым (1895) и А. А. Колаковским (1961), Абхазии — Колаковским (1948, 1985); Аджарии — А. А. Дмитриевой (1990). Указание Тамамшян (1967 : 201, карта 209) для Абхазии («Ашэ») относится к ЗЗ: Туап.-Адл., согласно районированию, принятому в «Конспекте флоры Кавказа».

Единственный дикорастущий представитель рода *Jasminum* (450 видов) во флоре Южной Европы и Кавказа (Green, 1961 : 355, fig. 1).

Sect. 2. *Jasminum*

2. *J. officinale* L. 1753, Sp. Pl. : 7.

Описан из Индии («in India»). Тип: Herb. Linn. 17/1 (LINN), photo — LE!

ЗЗ: Абх. (бл. сел. Калдахвара, р. Псырцха бл. Новоафонского монастыря — одичавш.), Инг.-Рион. (окр. г. Кутаиси, ущ. р. Риони, Огаскура; р. Цхенисцкали бл. крепости Мури — одичавш.?; Багдатское лесничество — культ.), Рион-Квир. (Имеретия, сел. Аджаметы, Свири, Баноджа, Сапрасиа, Мелаури, Салиети, Алаверди, Моцамета — одичавш.?; сел. Вани, в саду — культ.), Адж. (Батуми — культ.); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (окр. Тбилиси — культ.); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Лагодехи — культ.); Т (бл. сел. Астара — одичавш.?). Культивируется как декоративное и эфиромасличное растение на Черноморском побережье, в Западной и Восточной Грузии и Азербайджане (Баку, Кировабад, Ленкорань) (Махатадзе, 1986 : 183) и, очевидно, локально натурализовался.

Указан для ВЗ: Ширв. (бл. Шемахи, по сорным местам; Bieberstein, 1808 : 5; Ledebour, 1847 : 41; Кузнецов, 1903 : 268, 269), Караб. (Медведев, 1883 : 176); ЮЗ (под вопросом, Васильев, 1952 : 524).

Родина — Восточная Азия (Гималаи, Юго-Западный Китай) (Green, 1965 : 154). Указан как дикорастущий для Южной Турции (иль Ичель, западнее Aydincik) (Sorger, Mann, 1987 : 205, 247) и сев. Ирана (Heller, Heyn, 1986 : 19), Средней Азии (Таджикистан — Гиссарский хр.: басс. р. Варзоб, долина р. Кондара) (Габриэлян и др., 1981 : 124; Виноградова, 1986 : 32).

Примечание. Не приведен Кутателадзе (1985 : 116) для Аджарии и Центрального Закавказья. В одичавшем виде указан для Абхазии (Колаковский, 1948 : 279; 1961 : 359; 1985 : 25; окр. Нового Афона (=Псырцхи) и сел. Калдахвара, ущелье Бзыби, в приморской полосе и на предгорьях) и Аджарии (Дмитриева, 1960 : 159; 1990 : 189; Гонийская крепость в устье р. Чорох, на стенах). Местонахождения, в которых собран вид, указывают на то, что *J. officinale* — одичавшее, а не дикорастущее на Кавказе растение (Кузнецов, 1903 : 269). Факт естественного произрастания *J. officinale* на Кавказе нуждается в подтверждении новыми гербарными материалами. *J. officinale* — скорее всего натурализовавшийся на Кавказе вид (см. также: Тамамшян, 1967 : 201), хотя и указан для него как дикорастущий (Медведев, 1883 : 176; 1919 : 212; Гроссгейм, 1949 : 273; Прилипко, 1957 : 80; Тихонова, 1984 : 267, рис., карта; Махатадзе, 1986 : 182; Заверуха, 1987 : 245; Черепанов, 1995 : 605). P. Critopoulos (1980 : 516) считает это растение, однако, дикорастущим и натурализовавшимся на Кавказе, в северном Иране и Индии (Гималаи).

Необходимы дополнительные сборы, чтобы подтвердить наличие *J. officinale* в Таджикистане (Гиссарский хребет) (Виноградова, 1986 : 32). Указание для Западного Копетдага (южная Туркмения) (Габриэлян и др., 1981 : 124), как показали гербарные материалы, относится к *J. fruticans*.

J. officinale — редкий вид, внесен в Красную книгу СССР (Тихонова, 1984 : 267, рис., карта).

Subfam. 2. *Oleoideae*

Tribus 2. *Fraxineae* Endl.

2. *Fraxinus* L.

1753, Sp. Pl. : 1057; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 477.

1. Почки крупные, черные или буро-черные. Листья с (7)9—13(15) листочками (их обычно 4—6 пар); зубцов на каждой стороне листочка значительно больше, чем вторичных жилок. Побеги, черешок и рахис листа голые или опушенные. Соцветия метельчатые, расположены по несколько в пазухах прошлогодних листьев. Крылатки ланцетовидные или линейно-продолговатые, на верхушке косо срезанные, притупленные или выемчатые, реже заостренные. Деревья до 25—35 м выс. . . . . . . 1. *F. excelsior* s. l . . . . 2.

+ Почки мелкие, коричневые или серо-бурые. Листья с (5)7—9(13) листочками (их обычно 3—4 пары); зубцы более крупные и менее многочисленные, их на каждой стороне листочка обычно не больше, чем вторичных жилок. Побеги, черешок и рахис листа голые; листочки снизу в основании вдоль жилок опушенные (редко оголяющиеся). Соцветия в пазухах прошлогодних листьев одиночные, кистевидные или метельчатые (иногда с 1—2 кистями при основании). Крылатки ланцетовидные, более широкие в верхней половине, к основанию клиновидно суженные или продолговато-эллиптические, на верхушке острые, заостренные, реже притупленные или округлые. Деревья до 20—25 м выс. . . . . 2. *F. angustifolia* subsp. *oxycarpa*.

2. Побеги и черешок листа голые; рахис голый или сверху по краям желобка коротко опушенный; листочки тонкие, голые или снизу в основании вдоль жилок более или менее волосистые . . . . 1a. *F. excelsior* subsp. *excelsior*.

+ Побеги, черешок и рахис листа густо бархатисто опушенные; листочки более толстые, снизу сплошь густо бархатисто опушенные . . 1b. *F. excelsior* subsp. *coriariifolia*.

Subgen. 1. *Fraxinus*

Sect. 1. *Fraxinus*

1. *F. excelsior* L. 1753, Sp. Pl.: 1057.

Описан из Европы («in Europae...»). Тип: Herb. Cliff. (BM) (Yaltirik, 1978 : 149).

1a. *F. excelsior* L. subsp. *excelsior*. — *F. excelsior* L. f. *hirsuta* Kusn. 1903, в Кузн., Н. Буш и Фомин, Мат. фл. Кавк. 4, 1 : 246, 248, descr. ross. — *F. excelsior* L. f. *hirsutissima* Kusn. 1903, цит. соч.: 247, nom. nud. — *F. excelsior* L. f. *glabra* Kusn. 1903, цит. соч.: 248, descr. ross. — *F. excelsior* L. f. *acuminata* Ekvtim. 1953, Вести. Тбил. бот. сада, 61 : 90, descr. latin., 93, descr. ross., фиг. I, non Descemet ex Loudon, 1838, nom. illeg. — *F. excelsior* L. f. *brevicarpa* Ekvtim. 1953, цит. соч.: 90, descr. latin., 93, descr. ross., фиг. IV. — *F. excelsior* L. f. *cordata* Ekvtim. 1953, цит. соч.: 90, descr. latin., 93, descr. ross., фиг. III. — *F. excelsior* L. f. *longicarpa* Ekvtim. 1953, цит. соч.: 90, descr.

latin., 93, descr. ross., фиг. II. — *F. parvifolia* auct. fl. cauc. non Lam.: Lipsky, 1898, Acta Horti Petropol. 14, 2 : 286, p. p.; Кузн. 1903, цит. соч. : 236, p. p.; Медв. 1919, Дер. и куст. Кавк. изд. 3 : 211, p. p.; Тамамш. 1967, в Гроссг. Фл. Кавк. изд. 2, 7 : 196, карта 206, p. p. — *F. oxycarpa* auct. fl. cauc. non Bieb. ex Willd.: Кузн. 1903, цит. соч.: 239, p. p. — *F. coriariifolia* auct. fl. cauc. non Scheele: Кузн. 1903, цит. соч.: 249, p. p. («*coriariaefolia*»); Тамамш. 1967, цит. соч.: 198, карта 208, p. p.; Кут. 1985, Фл. Грузии, изд. 2, 10 : 109, p. p.

ЗП: Аз.-Куб. (юго-вост. — берег р. Кубани у г. Кропоткин), З. Ставр. (южн. — окр. г. Ставрополь, у сел. Верхний Стрижамент); ВП: В. Ставр. (южн.); ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ (все районы, кроме Н. Кур.); ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Севан. (сел. Агверан), Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб. (бл. сел. Домы, Гадрутский р-н); Т. Культивируется по всему Кавказу.

Указан для всех лесных районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 293); лесов Ставропольского края (Танфильев, Кононов, 1987 : 80, повсеместно) (но не приводится для Восточного Предкавказья А. А. Гроссгеймом (1932 : 221; 1949 : 272), Тамамшян (цит. соч.: 197), Тер.-Кум. и Тер.-Сул. — Кузнецовым (1903 : 245; 1907 : 532), О. А. Связевой и В. А. Кубли (1986 : 121, карта 70 В)); ЮЗЗ: Араг. (Тамамшян, цит. соч.: 197, карта 207; Мулкиджанян, 1980 : 8; Связева, Кубли, цит. соч.: 121, карта 70 В).

Дикорастущий ясень не отмечен в ВЗ: Н. Кур. (Тамамшян, 1967 : 197, карта 207, «только в культуре») и ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.

Атл., Сев. (до 64° с. ш. в Скандинавии), Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. (на север до Приозерска и о-ва Коневец в Ладожском оз., на восток до р. Волги; горный Крым) Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция — сев. Анатолия, южн. Анатолия : хр. Аманус; сев.-зап. Сирия — хр. Курд-Даг (Browicz, Zieliński, 1990 : 13, map 13)).

Примечание. Subsp. *excelsior* сильно варьирует по форме, величине, консистенции, зубчатости листочков, опушенности рахиса листа и листочков, форме крылаток, а также окраске почек и их величине.

Лишь соцветие — единственный стойкий признак, позволяющий безошибочно идентифицировать этот ясень в гербарии (метельчатые соцветия расположены по несколько в пазухе листа). Формы, описанные Кузнецовым (1903), скорее всего не имеют таксономического значения, а лишь отражают весь размах изменчивости опушения листа в пределах подвида — от типичных растений с голым рахисом и листочками (f. *glabra* Kusn. = f. *excelsior*) до растений с сильно опушенным рахисом и листочками на нижней поверхности (формы *hirsuta* Kusn. и *hirsutissima* Kusn.). Последние рассматриваются Кузнецовым (1903 : 250) как переходные к *F. coriariifolia* (= *F. excelsior* subsp. *coriariifolia*, см. ниже) и связывающие оба вида. Они наиболее часто встречаются в восточных районах Кавказа (ВК; ВЗ — кроме Мург.-Муровд.; Т), а также на Черноморском побережье Кавказа (СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл.) и Крыма и нередко ошибочно определяются ботаниками как *F. coriariifolia*. Опушенные формы не отмечены, однако, в ЗП, ВП, ЗК: Адаг.-Пшиш., В. Куб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ЗЗ: Абх., Адж.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ. Также не имеют самостоятельного значения формы *F. excelsior*, описанные из Грузии М. С. Эквтимишвили (1953). Они лишь демонстрируют значительную изменчивость формы и величины крылатки и ее верхушки, наблюдаемую в пределах subsp. *excelsior*.

Subsp. *excelsior* очень близок к *F. angustifolia* subsp. *oxycarpa* (см. ниже) и, очевидно, гибридизирует с ним в районах их совместного произрастания (например, в Южной Армении), что в значительной степени затрудняет определение этих ясеней (Мулкиджанян, 1980 : 8). Гербарные экземпляры *Fraxinus* с признаками, промежуточными между этими таксонами, отмечены Кузнецовым (1903 : 246—249) из ЗК: Адаг.-Пшиш.; ВК: В. Сулак.; СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Нах., Занг.; Т. Однако многие изученные нами в гербарии LE экземпляры ясеня с пометками Кузнецова «*F. excelsior* ∞ *oxycarpa*», «*F. oxycarpa* ∞ *excelsior*» и даже «*F. oxycarpa*» могут быть достаточно уверенно отнесены к subsp. *excelsior*.

1b. *F. excelsior* L. subsp. *coriariifolia* (Scheele) E. Murray, 1968, in Rech. f. Fl. Iran. 52 : 6. — *F. coriariifolia* Scheele, 1843, Linnaea, 17, 3 : 350 («*coriariaefolia*»). — *F. excelsior* L. β. *coriariifolia* (Scheele) Boiss. 1875, Fl. Or. 4, 1 : 40 («*coriariaefolia*»).

Описан из Талыша («In silvis septentrionalibus montium Talysch versus desertum Muza»). Тип: «In sylvis septentrionalibus montium Talysch versus desertum Mugan. Spt. Oct., [fr.]. Unio itiner. 1838. R. F. Hohenacker» (BM sec. Николаев, 1981 : 1423, photo — LE!; iso («Talüsch, [fr.], Hohenack[er]. Herb. Ledeb. 657. 2») — LE!; W sec. Murray, 1968 : 6).

?ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек.; Т. Изредка культивируется (Худадовский лес бл. Тбилиси; Махатадзе, 1986 : 161).

Указан для ЗК (Lingelsheim, 1907 : 222); ВК (Гроссгейм, 1949 : 272; Georgescu, Tutunaru, 1968 : 149; Махатадзе, 1986 : 161; Browicz, Zieliński, 1990 : 13, map 13), Дагестана (В. Сулак., Ман.-Самур.) (Галушко, 1980 : 293, редко), Ман.-Самур. (Тамамшян, 1967 : 198, карта 208; Связева, Кубли, 1986 : 121, карта 70 А); ЦЗ (под вопросом, Гроссгейм, 1932 : 221; 1949 : 272, редко; Головач, 1960 : 425; Махатадзе, 1986 : 161); ВЗ (Васильев, 1952 : 497; Прилипко, 1957 : 69; Головач, 1960 : 425), Алаз.-Агрич. (Кузнецов, 1903 : 249; 1907 : 533; Эквтимишвили, 1953 : 91, 93; Прилипко, 1957 : 69; Тамамшян, 1967 : 198, карта 208; Кутателадзе, 1985 : 110; Связева, Кубли, 1986 : 121, карта 70 А), Ширв. (?) (Кузнецов, 1903 : 249; 1907 : 533; Lingelsheim, 1920 : 52), Иорск.-Шек. (Кузнецов, 1903 : 249; 1907 : 533; Тамамшян, 1967 : 198, карта 208; Кутателадзе, 1985 : 110; Связева, Кубли, 1986 : 121, карта 70 А).

Юго-Зап. Азия (Турция — сев.-вост. Анатолия: Карс, горы Кагызмана, выше Акчая; сев. Иран — Азербайджан, Гилян, Мазендеран и Горган до 56° в. д.) (Yaltirik, 1978 : 151, map 14; Donner, 1990 : 461; Browicz, Zieliński, 1990 : 13, map 13).

Примечание. Типовой образец в ВМ с карандашной пометкой на листе (не на этикетке) «type» — скорее всего изотип. Он снабжен заметкой («*Fraxinus coriariaefolia* Scheele in Linnaea XVII (1843) p. 350. — Ledeb. Fl. Ross. III (1847) p. 37. Folia dorso villosa! Gemmae pubescentes!»), датированной «Sept. 1849»; она написана той же рукой, что и название вида на этикетке. Голотип, возможно, находится в Сан-Франциско (США, CAS), где хранятся коллекции G. H. A. Scheele (отмечены типы) и R. F. Hohenacker (см. Holmgren et al., 1990 : 444, 530, 547). Указание же В. Н. Васильева (1952 : 497) на местонахождение типа в Берлин-Далеме (В) ошибочно. Согласно I. Urban (1917 : 357), в Берлинском музее находились лишь гербарные материалы Гогенакера, собранные им в Талыше в 1834—1835 гг. Они, а также весь гербарий *Oleaceae* погибли во время второй мировой войны (см. Hiepko, 1987).

Хотя Е. В. Николаевым (1981 : 1423, рис. 2) для subsp. *coriariifolia* указаны только Талыш и сев. Иран, на приведенной им карте точечного ареала подвида обозначены также ВК (Ман.-Самур.) и ВЗ (Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек.).

Согласно Л. И. Прилипко (1957 : 69), ясень сумахолистный встречается в Ленкоранской и Алазань-Агричайской низменностях и на склонах прилегающих к ним гор в качестве примеси в лесах из дуба и в других смешанных лесах до среднего горного пояса. Однако сам факт присутствия subsp. *coriariifolia* в ВЗ (Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек.) пока точно не установлен и нуждается в подтверждении новыми, более обширными и более качественно собранными (с соцветиями и плодами) гербарными материалами и изучении ясеня в природе. Указания для этих районов основаны главным образом на следующих немногочисленных старых и неточно определенных гербарных сборах из Восточной Грузии и Азербайджана, в действительности принадлежащих к сильно опушенным формам *F. excelsior* subsp. *excelsior* (*f. hirsuta* Kusn.; f. *hirsutissima* Kusn.).

ВЗ: Алаз.-Агрич. — «Caucasus orientalis, Tuschetia / Cachetia, supra Pschaweli, ad pedes m. Nakkerela, circ. 360 hexap., 10 VIII 1861, [veg.], Ruprecht (sub nom. *Fraxinus*; *Fraxinus coriariifolia* Scheele forma valde velutina! sec. N. Kusnezow in sched.)» (LE!); «Prov. Tiflis, distr. Signach, prope pag. Lagodechi, 24 IX 1905, [fr.], E. Koenig» (TBI!); «Кахетия, Зегнис-тави, 2 VIII 1927, [вег.], [З.] Канчавели» (TBI!); ВЗ: Иорск-Шек. — «Gub. Baku, distr. Geokczai, inter pagos Iwanowka et Geok-tapa, in decliviis siccis ad fl. Dava-boschan-czai, 2300′, 1 VIII 1899, [veg.], N 9412, Alexeenko (sine nom.; *Fraxinus coriariifolia* Scheele sec. N. Kusnezow in sched.)» (LE!); «Шираки, вост. отроги г. Шави-мта, у днища оврага, ок. 350—380 м, [вег.], А. Долуханов» (TBI!).

Указания для Дагестана и ВЗ: Ширв. (?) также относятся к *F. excelsior* subsp. *excelsior*, судя по гербарию («Дагестанская обл., Т[емир]-Х[ан]-Шуринский окр., Агач-Кала, 3 X 1916, [пл.], Д. Бутаев» (TGM!); «Tschamachinsk, [veg.], Bayern. Hb. Caucasicum (sub nom. *Fraxinus excelsior* L. β. *coriariifolia* Boiss.; *Fraxinus coriariifolia* Scheele sec. N. Kusnezow in sched.)» (LE!). По-видимому, распространение subsp. *coriariifolia* на Кавказе ограничено Талышом, откуда происходят наиболее типичные гербарные образцы этого подвида (см. также Boissier, 1875 : 40; Медведев, 1883 : 173; 1919 : 208 — sub var. *coriariifolia*; Murray, 1968 : 6; Matine, 1987 : 21).

Указан для Юго-Вост. Европы (Румыния, сев. Добруджа) (Georgescu, Tutunaru, 1968 : 149, Karte 1; Kárpáti, 1970 : 181, Abb. 2; Franco, Rocha Afonso, 1972 : 54) и Крыма (Ledebour, 1847 : 37; Васильев, 1952 : 497, окр. Феодосии; Прилипко, 1957 : 69, окр. Феодосии (?); Georgescu, Tutunaru, 1968 : 149; Чернова, 1972 : 369, окр. Феодосии, сомнительный для Крыма вид; Franco, Rocha Afonso, 1972 : 54; Кутателадзе, 1985 : 110; Махатадзе, 1986 : 161; Заверуха, 1987 : 243; Черепанов, 1995 : 604). Указания для Крыма ошибочны и основаны на неправильных определениях сильно опушенных гербарных образцов *F. excelsior* subsp. *excelsior*.

Редкий и нуждающийся в охране таксон флоры Кавказа.

2. *F. angustifolia* Vahl, 1804, Enum. Pl. 1 : 52, nom. conserv.

Описан из Испании («in Hispania»). Голотип: «Spain, [fr.], Schousboe» (С; IDC fiche (2201) 31/16, 17) (Green, 1988 : 488).

2a. *F. angustifolia* Vahl subsp. *oxycarpa* (Bieb. ex Willd.) Franco et Rocha Afonso, 1971, Bot. Journ. Linn. Soc. 64, 4 : 377, s. str., quoad typum, excl. syn. *F. pojarkoviana* et *F. angustifolia* subsp. *pannonica*, cum auct. basion. Willd.; id. 1972, Fl. Europ. 3 : 54, p. p., excl. syn. *F. pojarkoviana*. — *F. oxycarpa* Bieb. ex Willd. 1806, Sp. Pl. ed. 4 , 4, 2 : 1100. — *F. oxyphylla* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 450; Boiss. 1875, Fl. Or. 4, 1 : 40 — *F. excelsior* L. subsp. *oxycarpa* (Bieb. ex Willd.) Wesm. 1892, Bull. Soc. Bot. Belg. 31, 1 : 94, p. p. — *F. rotundifolia* Mill. subsp. *oxycarpa* (Bieb. ex Willd.) Yalt. 1976, Türk. Doğal *Oleaceae* Taks. Sist. Reviz.: 38. — *F. rotundifolia* Mill. subsp. *oxycarpa* (Bieb. ex Willd.) P. S. Green, 1985, Kew Bull. 40, 1: 133, comb. superfl. — *F. parvifolia* auct. fl. cauc. non Lam.: Lipsky, 1898, Acta Horti Petropol. 14, 2 : 286, p. p.; он же, 1899, Тр. Тифл. бот. сада, 4 (Фл. Кавк.) : 388; Кузн. 1903, в Кузн., Н. Буш и Фомин, Мат. фл. Кавк. 4, 1 : 236, p. p.; Медв. 1919, Дер. и куст. Кавк. изд. 3 : 211, p. p.; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. изд. 1, 3 : 222, p. p.; он же, 1949, Опр. раст. Кавк. : 272; Тамамш. 1967, в Гроссг. Фл. Кавк. изд. 2, 7 : 196, карта 206, p. p.; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. : 293, p. p. — *F. oxycarpa* Bieb. ex Willd. var. *sogdiana* auct. fl. cauc. non (Bunge) Wenz.: Кузн. 1907, в Кузн., Н. Буш и Фомин, Мат. фл. Кавк. 4, 1 : 531. — *F. angustifolia* auct. fl. cauc. non Vahl : Прил. 1957, Фл. Азерб. 7 : 70; Тамамш. 1967, цит. соч.: 197; Николаев, 1981, Бот. журн. 66, 10 : 1424, рис. 5 (с. 1425), 6 (с. 1426), p. p. (ut «subsp. *angustifolia*»). — *F. rotundifolia* auct. fl. cauc. non Mill.: Тахт. и Фед. 1972, Фл. Ерев.: 202; Мулк. 1980, Фл. Арм. 7 : 8, табл. II, p. p., excl. syn. *F. syriaca*.

Описан с Кавказа («ad Caucasum»). Голотип: «Habitat ad Caucasum, [fr.], [M. Bieberstein]» (В — Herb. Willd. N 19221, photo — LE!; Николаев, 1981 : 1425, рис. 5).

СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг. (бл. Архиповки, правый берег р. Вулан); ЗЗ: Туап.-Адл. (Туапсе), Абх. (Цебельда), ? Инг.-Рион. (Аджамет; г. Поти, оз. Палеостоми, р. Пичори), ? Адж. (бл. сел. Аджарисцкали и Зесопели, между сел. Хичаури и Хуло); ЦЗ; ВЗ: Мург.-Муровд. (окр. сел. Ноемберян), Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ. Культивируется в Закавказье.

Указан для Предкавказья (под вопросом, Галушко, 1980 : 293); ЗК (под вопросом, Гроссгейм, 1949 : 272), Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1980 : 293), Бело-Лаб. и Уруп-Теб. (Тамамшян, 1967 : 197, карта 206; Связева, Кубли, 1986 : 123, карта 70 Б; Browicz, Zieliński, 1990 : 12, map 12); ЦК: В. Кум. (Тамамшян, 1967 : 197, карта 206; под вопросом, Галушко, 1980 : 293; Связева, Кубли, 1986 : 123, карта 70 Б; Browicz, Zieliński, 1990 : 12, map 12); ВК (Гроссгейм, 1949 : 272; sub *F. rotundifolia*, Мулкиджанян, 1980 : 11; Махатадзе, 1986 : 160), Дагестана (sub *F. parvifolia*, Медведев, 1919 : 211; Гроссгейм, 1932 : 222; Кутателадзе, 1985 : 111), В. Сулак. (sub *F. oxycarpa* и *F. parvifolia*, под вопросом, Кузнецов, 1903 : 237, 241; Галушко, 1980 : 293, редко; sub *F. parvifolia*, Тамамшян, 1967 : 196, карта 206; Связева, Кубли, 1986 : 123, карта 70 Б; Browicz, Zieliński, 1990 : 12, map 12), Ман.-Самур. (sub *F. oxycarpa* и *F. parvifolia*, Галушко, 1980 : 293, редко; Связева, Кубли, 1986 : 123, карта 70 Б; Browicz, Zieliński, 1990 : 12, map 12), Кубин. (под вопросом, Кузнецов, 1903 : 241; Гроссгейм, 1932 : 221; Тамамшян, 1967 : 197, карта 206; Связева, Кубли, 1986 : 123, карта 70 Б; Browicz, Zieliński, 1990 : 12, map 12); всего Закавказья (sub *F. rotundifolia*, Мулкиджанян, 1980 : 11); Западного Закавказья (sub *F. angustifolia* и *F. oxycarpa*, Васильев, 1952 : 499, 501; Прилипко, 1957 : 70; Головач, 1960 : 426; Связева, Кубли, 1986 : 123, карта 70 Б), Колхиды (с сомнением, Кузнецов, 1903 : 241; Гроссгейм, 1949 : 272; Колаковский, 1961 : 358; Махатадзе, 1986 : 160), Абх. (sub *F. oxyphylla*, Ledebour, 1847 : 37; под вопросом, Кузнецов, 1903 : 241; Гроссгейм, 1932 : 221; sub *F. angustifolia* и *F. oxycarpa*, Тамамшян, 1967 : 197, карта, 206), Инг.-Рион. и Рион.-Квир. (под вопросом, Кузнецов, 1903 : 241; sub *F. oxyphylla*, Медведев, 1883 : 175; sub *F. oxycarpa*, Медведев, 1919 : 210; Гроссгейм, 1932 : 221; Тамамшян, 1967 : 197, карта 206; Связева, Кубли, 1986 : 123, карта 70 Б; Browicz, Zieliński, 1990 : 12, map 12), Адж. (Гроссгейм, 1932 : 221; sub *F. angustifolia* и *F. oxycarpa*, Тамамшян, 1967 : 197, карта 206); Дмитриева, 1990 : 188; Browicz, Zieliński, 1990 : 12, map 12 (но не указан для районов Западного Закавказья Кутателадзе (1985), Грузии Эквтимишвили (1953), Западной Грузии (Рача-Лечхуми; Инг.-Рион.) Р. И. Гагнидзе и Л. М. Кемуларией-Натадзе (1985), Абхазии Колаковским (1948, 1985)); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Тамамшян, 1967 : 197, карта 206; Связева, Кубли, 1986 : 123, карта 70 Б; Browicz, Zieliński, 1990 : 12, map 12), Ширв. (под сомнением, Кузнецов, 1903 : 241; Тамамшян, 1967 : 197, карта 206).

Южн. и Вост. (Крым, Южный берег) Европа; Юго-Зап. Азия (Турция — сев., внутр. Анатолия — иль Кютахья, от Кютахьи к Эскишеру; Yaltirik, 1978 : 152, map 13; Donner, 1990 : 461).

Примечание. Ареал subsp. *oxycarpa* на Кавказе нуждается в уточнении на основе новых, более обширных и более полных (с соцветиями и плодами) гербарных сборов и изучения растений в природе, особенно в районах его совместного произрастания с *F. excelsior* subsp. *excelsior*, с которым subsp. *oxycarpa* очень близок и связан переходными экземплярами. При значительной вариабельности у subsp. *oxycarpa*, как и у *F. excelsior*, лишь соцветие (одиночное в пазухе листа, кистевидное или метельчатое, иногда с 1—2 кистями при основании) является единственным, наименее подверженным изменчивости диагностическим признаком, позволяющим надежно идентифицировать этот ясень в гербарии.

Указания subsp. *oxycarpa* для Предкавказья, районов Западного, Центрального и Восточного Кавказа ошибочны и основаны на неточно определенных гербарных экземплярах *F. excelsior* subsp. *excelsior*. Факт произрастания subsp. *oxycarpa* в Западном Закавказье точно не установлен и нуждается в подтверждении, так как типичные экземпляры из большинства районов неизвестны. Гербарные образцы под названием *F. oxycarpa* в гербариях Санкт-Петербурга (LE) и Тбилиси (TBI, TGM) либо принадлежат в действительности к *F. excelsior* subsp. *excelsior*, либо являются сомнительными и достоверно неопределимыми из-за их неполноты (отсутствия на большинстве их соцветий или плодов). Несомненный *F. oxycarpa*, по мнению Кузнецова (1903 : 242, 243), встречается лишь в окр. Новороссийска (СЗЗ : Анап.-Гел.) и на Южном берегу Крыма; гербарные образцы из других указанных для этого вида районов скорее всего принадлежат к *F. excelsior* с более узкими и более кожистыми листьями.

Указан Николаевым (1981 : 1424, рис. 6 (с. 1426)) только для Черноморского побережья под ошибочным названием *F. angustifolia* subsp. *angustifolia*; последний характеризуется полностью голыми листочками и ограничен в своем распространении Западным Средиземноморьем (Южн. Европа; Турция — зап., южн. и внутр. Анатолия).

Указания для Юго-Зап. России, Ростовской обл. (sub *F. oxyphylla* β. *leptocarpa*, A. de Candolle, 1844 : 276; sub *F. oxyphylla* и *F. oxyphylla* β. *leptocarpa*, Ledebour, 1847 : 37, 38; sub *F. oxycarpa*, Wenzig, 1883 : 38; sub *F. oxyphylla*, Шмальгаузен, 1897 : 205; sub *F. oxycarpa*, Станков, Талиев, 1957 : 347) и Украины (sub *F. oxycarpa*, Станков, Талиев, 1957 : 347, Одесская обл.; sub *F. angustifolia* subsp. *angustifolia*, Николаев, 1981 : 1426, рис. 6, юго-зап. районы Украины; sub *F. oxycarpa*, Заверуха, 1987 : 244, Закарпатье) основаны на неправильных определениях гербарных образцов и относятся к *F. excelsior* subsp. *excelsior*.

Приводим типовой материал *F. oxyphylla* Bieb.

Описан с Южного берега Крыма («in Tauriae meridionalis sylvis mari nigro finitimis, praesertim inter Aluschtam et Baluclavam»).

Лектотип (В. Бялт, 1993 in sched.): «Ex Tauriâ meridionali, [veg.], [M. Bieberstein]» (Herb. Bieb., LE!; IDC micro-ed. Herb. Bieb. N 150/C 5!, Byalt et al., 1995 : 14; iso («Taur. mer., [veg., fl.]. Herb. Ledebour») — LE!).

Синтипы: «Taur., [fr.], [M. Bieberstein]. Herb. Fischer (*Fraxinus oxycarpa* Willd. sec. N. Kusnezow in sched.; *F. pojarkoviana* sec. C. C. Georgescu et V. Tutunaru, 7 VII 1967 in sched.)» (LE!); «Tauria, Blütze, [M. Bieberstein]. Herb. Stephan.» (LE!).

Изосинтип (?): «Tauria, [M. Bieberstein]. Herb. Trin. N 5867» (MW) (Isotypus sec. Караваев и др., 1977 : 262, Павлов и др., 1978 : 103; isolectotypus sec. Губанов, 1993 : 103).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 96-04-49781).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Альбов Н. М. Материалы для флоры Колхиды с рисунками. Prodromus Florae Colchicae. Тифлис; Женева, 1895. 287 с.

Васильев В. Н. Сем. Маслиновые — *Oleaceae* Lindl. // Флора СССР. / Под ред. Б. К. Шишкина, Е. Г. Боброва. М.; Л., 1952. Т. 18. С. 483—512, 516—525.

Виноградова Р. М. Сем. *Oleaceae* — Маслиновые // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры / Под ред. М. М. Набиева. Ташкент, 1986. Т. 8. С. 30—32.

Габриэлян Э. Ц., Денисова Л. В., Камелин Р. В. и др. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. 2-е изд. Л., 1981. 264 с.

Гагнидзе Р. И., Кемулариа-Натадзе Л. М. Ботаническая география и флора Рача-Лечхуми (Западная Грузия) / Под ред. К. Р. Кимеридзе. Тбилиси, 1985. 148 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель / Под ред. С. К. Черепанова. Ростов н/Д., 1980. Т. 2. 351 с.

Головач А. Г. Род Ясень — *Fraxinus* L. // Деревья и кустарники СССР / Под ред. С. Я. Соколова. М.; Л., 1960. Т. 5. С. 406—430.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 1-е изд. Тифлис, 1932. Т. 3. 405 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Губанов И. А. Каталог типовых образцов сосудистых растений Гербария Московского университета (MW). М., 1993. 160 с.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии / Под ред. А. К. Макашвили. 1-е изд. Тбилиси, 1960 (1959). 447 с.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. 2-е изд. / Под ред. Н. М. Шарашидзе. Тбилиси, 1990. Т. 1 327 с.

Заверуха Б. В. Семейство Маслинные (Маслинові) — *Oleaceae* // Определитель высших растений Украины / Под ред. Ю. Н. Прокудина. Киев, 1987. С. 243—245.

Караваев М. Н., Губанов И. А., Шведчикова Н. К. Аутентичные образцы новых видов Ф. Биберштейна, хранящиеся в Гербарии Московского университета (MW) // Новости сист. высш. раст. Л., 1977. Т. 14. С. 256—267.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. 1-е изд. Сухуми, 1948. Т. 3. 332 с.

Колаковский А. А. Растительный мир Колхиды. М., 1961. 461 с. (Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Нов. сер. Отд. бот. Вып. 10 (XVIII)).

Колаковский А. А. Флора Абхазии / Под ред. И. П. Манденовой. 2-е изд. Тбилиси, 1985. Т. 3. 292 с.

Кузнецов Н. И. Ord. I. *Oleaceae* // Кузнецов Н. И., Буш Н. А., Фомин А. В. Flora caucasica critica. Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1903. Ч. 4. Вып. 1. С. 231—269; 1907. Addenda et corrigenda. С. 530—537.

Кутателадзе Ш. И. Сем. *Oleaceae* Benth. et Hook. // Флора Грузии / Под ред. Н. Н. Кецховели; ред. изд. Д. И. Сосновский. 1-е изд. Тбилиси, 1952. Т. 7 / Под ред. А. Л. Харадзе. С. 75—81 (на груз. яз.).

Кутателадзе Ш. И. Сем. *Oleaceae* Benth. et Hook. // Определитель растений Грузии / Под ред. Н. Н. Кецховели. Тбилиси, 1964. Т. 1. С. 324—326 (на груз. яз.).

Кутателадзе Ш. И. Сем. *Oleaceae* Hoffmgg. et Link // Флора Грузии / Под ред. Ш. И. Кутателадзе. 2-е изд. Тбилиси, 1985. Т. 10. С. 106—118 (на груз. яз.).

Махатадзе Л. Б. Сем. *Oleaceae* Lindl. — Маслиновые // Дендрофлора Кавказа / Под ред. Л. Б. Махатадзе. Тбилиси, 1986. Т. 6. С. 153—183.

Медведев Я. С. Деревья и кустарники Кавказа. 1-е изд. Тифлис, 1883. 402 с.; 3-е изд. Тифлис, 1919. 485 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Мулкиджанян Я. И. Сем. *Oleaceae*, Маслиновые // Флора Армении / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Ереван, 1980. Т. 7. С. 7—14.

Николаев Е. В. Род *Fraxinus* (*Oleaceae*) во флоре СССР // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 10. С. 1419—1432.

Павлов В. Н., Губанов И. А., Барсукова А. В., Багдасарова Т. В. Гербарий Московского университета (MW). М., 1978. 149 с.

Прилипко Л. И. Сем. *Oleaceae* Lindl. — Маслиновые // Флора Азербайджана / Под ред. И. И. Карягина. Баку, 1957. Т. 7. С. 66—80.

Радде Г. И. Коллекции Кавказского музея. Тифлис, 1901. Т. 2. Ботаника. 201 с.

Связева О. А., Кубли В. А. Сем. *Oleaceae* Lindl. — Маслинные // Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР / Под ред. В. И. Грубова. Л., 1986. Т. 3. С. 121—126. Карты 69 (Б, Г), 70 (А, Б, В), 71 (В), 72 (А, Б).

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР / Под ред. В. Г. Хржановского. 2-е изд. М., 1957. 740 с.

Тамамшян С. Г. Сем. *Oleaceae* Hoffmannsegg et Link — Маслиновые // Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. Л., 1967. Т. 7. С. 195—201.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края / Под ред. Н. Н. Свириденко. Ставрополь, 1987. 114 с.

Тихонова В. Л. Jasminum officinale L. // Красная книга СССР. 2-е изд. М., 1984. Т. 2. Ч. 8: Высшие растения (сосудистые растения). С. 267. Карта.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Чернова Н. М. Сем. *Oleaceae* — Маслиновые // Определитель высших растений Крыма / Под ред. Н. И. Рубцова. Л., 1972. С. 367—370.

Шмальгаузен И. Ф. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Руководство для определения семенных и высших споровых растений. Киев, 1897. Т. 2. 752 с.

Эквтимишвили М. С. Материалы к изучению ясеней Грузии // Вестн. Тбил. бот. сада. 1953. Вып. 61. С. 79—94 (на груз. яз.).

Bieberstein F. A. Marschall. Flora Taurico-Caucasica exhibens stirpes phanerogamas, in Chersoneso Taurica et regionibus Caucasicis sponte crescentes. Charkoviae, 1808. T. 1. 428 p.

Boissier E. Flora Orientalis. Genevae et Basileae, 1875. T. 4. Pt. 1. 280 p.

Browicz K. Chorology of trees and shrubs in South-West Asia and adjacent regions. Warszawa; Poznań, 1984. Vol. 3. 88 p.

Browicz K., Zieliński J. Chorology of trees and shrubs in South-West Asia and adjacent regions. Warszawa; Poznań, 1990. Vol. 7. 86 p.

Byalt V. V., Popova T. N., Shwanova V. V., Zolkina L. A. Alphabetical Index to Marschall von Bieberstein Herbarium kept in the Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia. I. D. C., Netherlands, 1995. 32 p.

Candolle Aug. P. de. Ordo *Oleaceae* Lindl., Ordo *Jasmineae* Brown // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1844. Pars 8. P. 273—316, 674—675.

Critopoulos P. Oleaceae // Flora of Iraq / Ed. by C. C. Townsend, E. Guest. Baghdad, 1980. Vol. 4. Pt 1. P. 504—525.

Donner J. Distribution maps to P. H. Davis «Flora of Turkey, 1—10» // Linzer Biol. Beitr. 1990. Jg. 22. H. 2. S. 381—515.

Franco J. do A., Afonso M. L. da Rocha. Fraxinus L. // Flora Europaea / Ed. by T. G. Tutin et al. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 53—54.

Georgescu C. C., Tutunaru V. Das Vorkommen von *Fraxinus coriariaefolia* Scheele in der Flora Rumäniens und ihre Unterschiede gegenüber *F. pallisae* Wilm. und *F. holotricha* Koehne // Feddes Repert. 1968. Bd 79. H. 1—2. S. 145—155.

Green P. S. Studies in the genus *Jasminum* I : Section *Alternifolia* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1961. Vol. 23. N 3. P. 355—384.

Green P. S. Studies in the *Jasminum* III. The species in North America // Baileya. 1965. Vol. 13. N 4. P. 137—172.

Green P. S. (914). Proposal to conserve the name *Fraxinus angustifolia* Vahl against *F. rotundifolia* Mill. (*Oleaceae*) // Taxon. 1988. Vol. 37. N 2. P. 488—489.

Heller D., Heyn C. C. Oleaceae // Conspectus Florae Orientalis. An annotated catalogue of the flora of the Middle East. Jerusalem, 1986. Fasc. 3. P. 18—20.

Hiepko P. The collections of the Botanical Museum Berlin-Dahlem (B) and their history // Englera. 1987. N 7. P. 219—252.

Holmgren P. K., Holmgren N. H., Barnett L. C. Index Herbariorun. Pt I : The Herbaria of the World // Regn. Veg. 1990. Vol. 120. P. 1—693.

Kárpáti Z. E. Eine kritisch-taxonomische Übersicht der in Europa wildwachsenden Eschen-Arten und deren Unterarten // Feddes Repert. 1970. Bd 81. H. 1—5. S. 171—186.

Köppen F. Th. Geographische Verbreitung der Holzgewächse des europaischen Russlands und des Kaukasus. St. Petersburg, 1888. Th. 1. 668 S.

Ledebour C. F. Ordo *Oleaceae* Lindl., Ordo *Jasmineae* R. Brown // Flora Rossica. Stuttgartiae, 1847. Vol. 3. Pars 1. P. 36—41.

Lingelsheim A. Vorarbeiten zu einer Monographie der Gattung *Fraxinus* // Bot. Jahrb. 1907. Bd 40. H. 2. S. 185—223.

Lingelsheim A. Oleaceae — Oleoideae — Fraxineae // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1920. H. 72 (IV. 243 I). 65 S.

Matine F. Endemic trees of Iran // Publ. Dep. Bot. Minist. Agric. Iran. 1987. N 19. P. 1—65.

Murray E. Oleaceae // Rechinger K. H. Flora Iranica. Graz, 1968. Lfg. 52. 11 p.

Sorger Fr., Mann M. Beiträge zur Flora der Türkei VII // Linzer Biol. Beitr. 1987. Jg. 19. H. 1. S. 201—254.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Taylor H. Cyto-taxonomy and phylogeny of the *Oleaceae* // Brittonia. 1945. Vol. 5. N 4. P. 337—367.

Urban I. Geschichte des Königlichen Botanischen Museums zu Berlin-Dahlem (1815—1913) nebst Aufzählung seiner Sammlungen // Beih. Bot. Centralbl. 1917. Bd 34. Abt. 1. H. 1/2. S. 1—457.

Wenzig Th. Die Gattung *Fraxinus* Tourn. neu bearbeitet // Bot. Jahrb. 1883. Bd 4. S. 166—188.

Yaltirik F. Oleaceae // Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis. Edinburgh, 1978. Vol. 6. P. 145—158.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 III 1998

SUMMARY

The annotated list of the native to the Caucasus *Jasminum* and *Fraxinus* taxa with the citations of main synonyms, types and geographical distribution, as well as identification key are presented.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470) : 582.293.362

© Т. Н. Пыстина

LOBARIA HALLII (*LICHENES*) — НОВЫЙ ДЛЯ РОССИИ ВИД

T. N. PYSTINA. *LOBARIA HALLII* (*LICHENES*), A NEW SPECIES FOR RUSSIA

Сообщается о находке нового для России вида листоватого лишайника *Lobaria hallii*, собранного в предгорной части Приполярного Урала (Республика Коми).

В Республике Коми, расположенной на европейском северо-востоке России, флора высших растений и мохообразных изучена сравнительно хорошо, лишайникам же до сих пор уделялось незаслуженно мало внимания. С 1994 г. в различных районах Республики Коми начато проведение регулярных лихенологических исследований. Имеющиеся в настоящее время сведения о видовом составе и распространении лишайников довольно отрывочны, хотя географическое положение территории, геологическая история, разнообразие природных условий, своеобразие растительности и богатство экотопов дают основание предполагать, что лихенофлора должна характеризоваться высоким видовым разнообразием и наличием редких видов. Подтверждением вышесказанному служит находка лишайника *Lobaria hallii* (Tuck.) Zahlbr. на Приполярном Урале.

Впервые вид был собран Elihu Hall в 1871 г. в Орегоне (Северная Америка) и описан Tuckerman в 1877 г. как *Sticta hallii*. В настоящее время известно незначительное количество местонахождений в мире: 4 — в Швеции, 6 — в Норвегии, 1 — в юго-западной части Гренландии и более 20 — в западной части Северной Америки (рис. 1). Все известные местонахождения расположены в Голарктике главным образом в областях с океаническим климатом (или в местообитаниях со сходным микроклиматом).

Все находки в Швеции были сделаны около больших водопадов на ветвях и стволах деревьев в радиусе рассеивания водяных брызг и пыли; в Норвегии местообитания другие — обычно это еловые леса на равнинах или в предгорьях (Ahlner, 1948). В Америке *Lobaria hallii* встречается в лесах с повышенной влажностью воздуха как в разреженных, так и в довольно тенистых, обычно горных, реже равнинных, проявляет явную океаническую тенденцию (Govard, Ahti, 1992). Большинство находок отмечено на ели и пихте, единично на сосне, березе, рябине, осине, корнях кустарников и даже на стене старого дома. Однако W. Jordan (1973) отмечает, что в Северной Америке *L. hallii* явно предпочитает кору тополя, хотя в более поздних работах (Govard, Ahti, 1992; Govard et al., 1994; Thomson, Ahti, 1994) для Канады и Аляски указывается, что этот вид встречается в основном на коре хвойных пород деревьев и довольно редко на коре тополя. Все местообитания расположены обычно в пониженных частях ландшафта с влажным микроклиматом, в Норвегии — на высоте менее 100 м над ур. м., в Швеции — 400—500, в Америке — 150—600 м над ур. м.

L. hallii встречается главным образом вместе с другими представителями сем. *Stictaceae*, такими как *L. pulmonaria* (L.) Hoffm. и *L. scrobiculata* (Scop.) DC. Морфологически *L. hallii* очень близок к *L. scrobiculata*. Наиболее явным различием является цвет верхней поверхности слоевища. В сухом состоянии слоевище *L. scrobiculata* желтовато-зеленовато цвета, в окраске слоевища *L. hallii* отсутствует желтоватый оттенок,

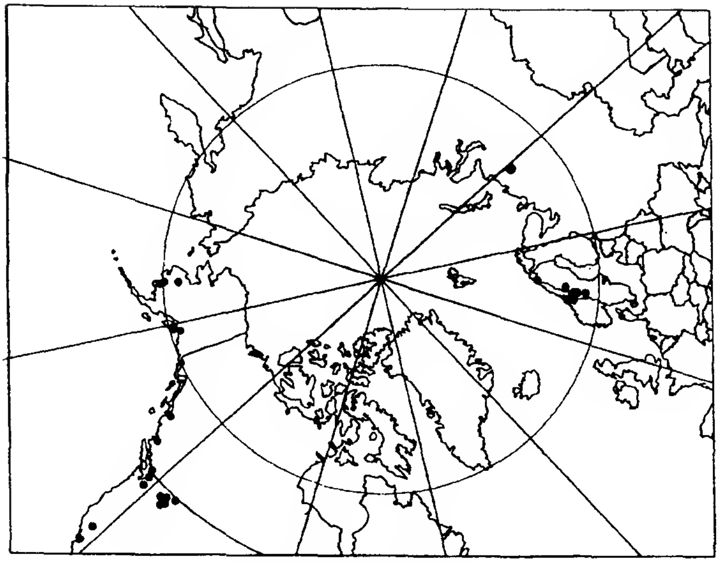


Рис. 1. Распространение *Lobaria hallii* в Голарктике.

обычно оно окрашено в серый цвет. Во влажном состоянии слоевище *L. hallii* имеет явный сине-серый оттенок, слоевище *L. scrobiculata* — от голубовато-серого до серовато-оливкового оттенков. Другим характерным признаком является наличие коротких войлочных волосков на поверхности таллома у *L. hallii*, у *L. scrobiculata* они отсутствуют. Химические характеристики также различаются: у *L. scrobiculata* соредии и сердцевина — P^+ оранжевый, у *L. hallii* реакция отрицательная.

Приведем краткую характеристику вида (по: Jordan, 1973).

Слоевище листоватое, до 11 см шир., кожисто-хрящеватое, испещрено мелкими углублениями, иногда гладкое или жилковатое, от дымчато-серого до серовато-оливкового цвета в сухом состоянии, значительно темнеющее при смачивании, центральная часть слоевища сильно прикреплена. Лопасти крупные, широко округлые, расположенные веерообразно, до 4 см в поперечнике, концы свободные и немного завернутые, соредиозные. Края мелковолнистые, утолщены в местах расположения соредий. На верхней поверхности молодых лопастей имеется тонкий, бледно окрашенный войлок, на старых лопастях обычно он отсутствует. Соредии обильны, собраны в сорали, точечные когда молодые, позднее сливающиеся. Нижняя поверхность с неравномерно размещенными, плоскими, обнаженными участками, разделенными выступающими, покрытыми войлочком жилками. Нижний коровый слой от кремовой до лимонно-коричневой окраски, выступающие жилки темно-оливковые. Пучки темных ризин часто обильны, до 3 мм дл.

Слоевище 140—210 мкм толщ., жилки до 500 мкм. Верхний коровый слой с неровной поверхностью, 18—45 мкм толщ., 4—8-клеточный, внешний войлочек однослойный, до 400 мкм дл. Слой водорослей толстый и неравномерный, 35—80(100) мкм толщ., водоросли синезеленые, 5—8 мкм в диам., собраны в плотные пучки. Сердцевина тонкая, 40—120 мкм, до 300 мкм в жилках, гифы до 5 мкм в диам., в жилках расположены параллельно. Нижний коровый слой 18—35 мкм толщ., 3—6-клеточный, параплектенхиматозный, коричневатый. Войлочек гиалиновый, неветвистый, до 180 мкм дл.

Пикнидии очень редкие, образуют незаметные выпуклости на верхней поверхности слоевища, пикнидиоспоры 4 мкм дл. Апотеции редкие, рассеянные, 0.8—2.2 мм шир. Диск плоский или умеренно выпуклый, красно-коричневый или печеночно-коричневый, край сплошной, окруженный войлочными волосками. Слоевищный эксципул мелкобо-

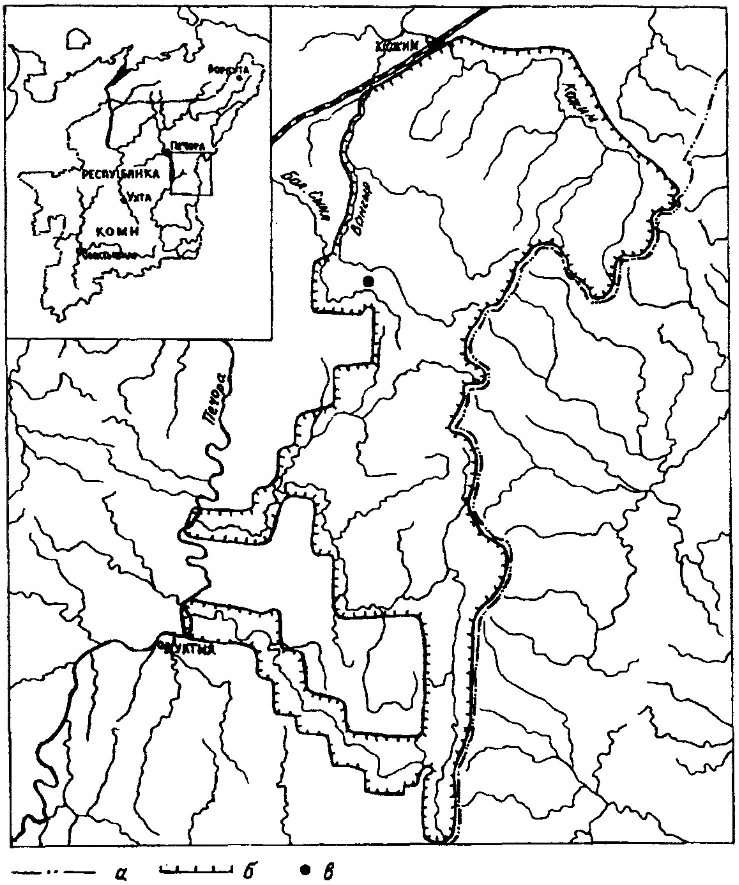


Рис. 2. *Lobaria hallii* в Республике Коми.

а — граница Республики Коми, *б* — граница Национального парка «Югыд Ва», *в* — местонахождение вида.

родавчатый, когда зрелый — покрыт ворсинками, 100—130 мкм толщ., водоросли обильны, иногда собраны в цепочки под субгимением. Гимений 100—150 мкм толщ., гиалиновый, эпитеций оранжевый. Парафизы нитчатые, редко ветвящиеся, до 2.5 мкм в диам. Сумки 100—125 × 19—24 мкм, споры по 8 в сумке, одна или более обычно выброшенные, темно-коричневые, всегда 2-клеточные, веретеновидные, 23—41 × 9—14 мкм. Гипотеций 50—100 мкм толщ. оранжево-коричневый. Все скандинавские образцы *L. hallii* известны только в стерильном виде, слоевища с апотециями и пикнидиями очень редко встречаются в западной части Америки.

Реакции: коровый слой K+ желтый; KC–, C–, P–.

При изучении флоры лишайников в 1995 г. в национальном парке «Югыд Ва» («Светлая вода») на Приполярном Урале на реке Войвож-Сыня (бассейн р. Большая Сыня) (64 58′ с. ш., 58 56′ в. д., 290 м над ур. м.) нами было найдено 2 крупных слоевища *L. hallii* на наклоненном стволе *Salix dasyclados* в прибрежных ивовых зарослях (рис. 2). Собранные образцы лишайника хранятся в гербарии Института биологии Коми научного центра (SYKO) в Сыктывкаре и в гербарии Ботанического музея Упсальского университета (UPS).

Таким образом, находка лишайника *L. hallii* (Tuck.) Zahlbr. на Приполярном Урале расширяет наши представления о распространении вида в мире в целом. По-видимому, ареал *L. hallii* гораздо шире и возможно нахождение этого вида в бореальных лесах в других районах, преимущественно горных, учитывая тот факт, что флора лишайников России сравнительно мало изучена.

Автор искренне признателен шведскому лихенологу Janolof Hermansson за помощь в определении вида и поиске необходимой литературы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ahlner S. Utbredningstyper bland nordiska barrträdslavar // Acta Phytogeographica Suecica. 1948. Vol. 22. P. 60—62.

Goward T., Ahti T. Macrolichens and their zonal distribution in Wells Gray Provincial Park and its vicinity, British Columbia, Canada // Acta Bot. Fenn. 1992. Vol. 147. P. 1—60.

Goward T., McCune B., Meidinger D. The lichens of British Columbia. Illustrated keys. Pt. 1. Foliose and squamulose species. 1994. 182 p.

Jordan W. P. The genus *Lobaria* in North America north of Mexico // The Bryologist. 1973. Vol. 76. N 2. P. 225—251.

Thomson J. W., Ahti T. Lichens collected on an Alaska Highway Expedition in Alaska and Canada // The Bryologist. 1994. Vol. 97. N 2. P. 138—157.

Институт биологии Коми
НЦ УрО РАН
Сыктывкар

Получено 24 VI 1997

УДК 581.9(476)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

© Д. И. Третьяков

НОВЫЕ ЗАНОСНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ФЛОРЫ БЕЛОРУССИИ

D. I. TRETYAKOV. NEW ADVENTIVE VASCULAR PLANTS FOR THE BELORUSSIAN FLORA

Приведены сведения о 77 новых для флоры Белоруссии заносных видов растений, относящихся к 52 родам из 22 семейств. Охарактеризованы все местонахождеиия в республнке.

В этой статье мы продолжаем начатую ранее публикацию сведений о новых заносных видах растений на территории Белоруссии (Вынаев, Третьяков, 1979; Третьяков, 1988, 1990, 1996) по материалам, собранным в основном за последнее десятилетие. В результате обработки гербария для территории Белоруссии впервые выявлено 77 новых заносных видов растений, относящихся к 52 родам из 22 семейств: *Poaceae* — 10 видов, *Brassicaceae* и *Rosaceae* — по 7, *Apiaceae, Asteraceae* и *Fabaceae* — по 6, *Amaranthaceae, Caryophyllaceae* — по 5, *Polygonaceae* — 4, *Crassulaceae* и *Euphorbiaceae* — по 3, *Resedaceae* — 2, остальные 7 семейств (*Chenopodiaceae, Cyperaceae, Dipsacaceae, Fumariaceae, Rubiaceae, Scrophulariaceae* и *Zigophyllaceae*) — по 1 виду. Из указанных видов 17 прежде не указывались для стран Восточной Европы, они отмечены звездочкой. Образцы перечисленных видов хранятся в Минске (MSK), Санкт-Петербурге (LE, WIR), Москве (MHA, MW), Киеве (KW), Львове (LWS), Новосибирске (NS) и Кракове (KRAM). При цитировании гербарных этикеток коллектор указан лишь в том случае, если образцы собраны не автором данной работы.

Consolida orientalis (J. Gay) Schröding. Полоцк, на ж.-д. полотне, 14 VII 1977, цв., № 315/219, Д. Третьяков, Г. Вынаев (MSK); г. Вилейка, северо-западная окраина, на свалке мусора, 15 VII 1977, цв., № 610, они же (MSK); окр. г. Гродно, ж.-д. ст. Лососна, вдоль ж.-д. полотна, 4 VI 1981, цв., № 48, Е. Блудов (MSK); г. Гродно, ж.-д. ст. Гродно-Сортировочный, на ж.-д. полотне, 6 VIII 1982, цв., № 28, он же (MSK); там же, 29 V 1983, цв., № 24, он же (MSK). Все перечисленные выше образцы определила В. И. Трифонова (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН — БИН), 21 XII 1988. К востоку от ж.-д. ст. Бобруйск, на ж.-д. полотне, 5 VI 1993, бут., № 2448 (MSK); окр. ж.-д. ст. Минск-Восточный, 30 V 1995, цв., М. Джус (MSK). Опр. Д. Третьяков.

Распространен в Южн. Европе; в Юго-Зап., Ср., Южн. (север) Азии. В Вост. Европе обычен в южных районах Украины (Невский, 1937 : 105), севернее же в качестве заносного известен в Удмуртии (Баранова и др., 1992), Латвии (Табака и др., 1988; Флора..., 1993 : 128), на Украине (Киев) (Мосякін, 1991). В России как заносный известен также в Зап. Сибири (окр. г. Кургана) (Тимохина, 1993 : 128).

Ranunculus nemorivagus Jord. (R. friesianus Jord.). Гродненский р-н, в 2 км к северу от ж.-д. ст. Поречье в направлении Друскеников, в траве у ж.-д. насыпи на площади 1 × 1 м, 6 VI 1995, бут., цв., № 3958 (MSK, LE); г. Витебск, на территории Ветеринарной академии, в траве на склоне холма, 22 V 1996, № 1700, И. Шимко; там же, на площади 30 × 50 м, 4 VII 1996, пл., № 4683, Д. Третьяков, И. Шимко (MSK). При просмотре гербария Витебского государственного университета (WTU) нами были определены экземпляры этого вида из еще одного пункта Витебской области: Шумилинский р-н, д. Полтево, у обочины дороги в траве, VI 1981, О. Сафрончик, С. Сюборова (WTU).

Эндемичный для флоры Европы вид, естественно произрастающий во Франции. По мнению Н. Н. Цвелева (1994а), этот вид распространился в Сев. и Вост. Европе с семенами французских газонно-парковых травосмесей во второй половине XIX в. и позже. В Зап. Европе известен из Германии, Чехии (Křisa, 1988), Польши (Zbigniew, 1991). В Вост. Европе найден в России — в Ленинградской обл. (окрестности Мги, Лисино и Гатчины) и на Украине (окр. Харькова) (Цвелев, 1994а : 72). В Белоруссии появился, по-видимому, недавно и вполне натурализовался.

**Corydalis sempervirens* (L.) Pers. (*Fumaria sempervirens* L.). Минск, Центральный ботанический сад, сорное, 6 X 1980 (MSK); там же, 1 IX 1993, № 2902 (MSK, LE).

Североамериканский вид, распространенный в Канаде и на Аляске. В качестве заносного растения найден в 1927 г. в Зап. Сибири (окр. с. Павловского б. Барнаульского у.) (Крылов, 1931 : 1241) и Свердловской обл. России (Atlas..., 1991 : 65). В Зап. Европе известен на юге Норвегии с 1882 г. (Atlas..., 1991; Liden, 1993 : 305).

**Cerastium dichotomum* L. Окр. ж.-д. ст. Осиповичи, в 2 км к западу, на ж.-д. полотне, 4 VI 1992, № 1454 (MSK); окр. ж.-д. ст. Бобруйск, на ж.-д. полотне, 5 VI 1993, № 2449 (MSK).

Известен в Европе (Испания, Греция), Юго-Зап. и Ср. Азии.

C. glomeratum Thuill. Пружанский р-н, в 2 км к западу от д. Белый Лесок, Беловежская пуща, квартал 690, обочина шоссе, 12 VII 1984, № 159 (MSK).

Распространен почти во всех странах Европы (Atlas..., 1983 : 113), в Зап. и Ср. Азии, в Сев. и Южн. Африке, Северной и Южной Америке и Австралии (Муравьева, 1936 : 450). В Вост. Европе спорадически встречается на Украине, в России (Ленинградская, Московская и Курская области) (Муравьева, 1957 : 99; Губанов и др., 1995) и Эстонии.

Gypsophila scorzonerifolia Ser. Впервые этот вид обнаружен в 1975 г., но был неверно определен и приводился как *G. pacifica* Kom. (Млынарчик, 1993 : 123): Минск, на газоне, VII 1975, Н. Козловская (MSK). Опр. Д. Третьяков, Г. Лазьков; несколько позже обнаружен нами на Гомельщине: Жлобинский р-н, ж.-д. ст. Салтановка, на ж.-д. полотне, 12 VII 1992, цв., № 1837 (MSK, LE).

Естественно произрастает на юго-востоке России, востоке Украины, а также в Предкавказье. Известен как заносное также в Центр. Европе (Германия и Чехия) (Atlas..., 1986 : 129).

**Pseudosaponaria pilosa* (Huds.) Ikonn. (*Gypsophila pilosa* Huds.). Могилевская обл., в 1.5 км к северо-западу от ж.-д. ст. Осиповичи, на ж.-д. полотне, 27 VI 1993, № 2652 (MSK). Опр. Г. Лазьков.

Распространен в Юго-Зап. (Южн. Закавказье, Турция, Сирия, Израиль, Иордания, Ирак, Кувейт, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. (горная Туркмения и юг Узбекистана) и Южн. (Индия) Азии (Шулц, 1983 : 215). В Европе как заносный известен в Испании, Италии, Югославии и Турции (европейская часть) (Atlas..., 1986 : 133).

* *Silene conoidea* L. Гродненская обл., г. Лида, на ж.-д. полотне, 7 VI 1983, № 83, Е. Блудов (MSK); в 3 км к западу от ж.-д. ст. Осиповичи, на ж.-д. полотне, 4 VI 1992, № 1454а (MSK); окр. ж.-д. ст. Бобруйск, на ж.-д. полотне, 5 VI 1993, № 2455 (MSK).

Встречается в Юго-Зап., Южн. (Индо-Гималайский район «Флоры СССР»), Центр. (Джунгаро-Кашгарский район) и Ср. Азии. В Европе известен в Испании, Франции, Италии (Atlas..., 1986 : 120) и Турции (европейская часть) (Chater, Walters, 1993).

Atriplex micrantha C. A. Mey. (*A. heterosperma* Bunge). Минск, вблизи ж.-д. ст. Минск-Товарный, на склоне ж.-д. насыпи, 27 IX 1993, № 2968 (MSK, LE, MHA, MW, KW, LWS). Опр. Н. А. Медведева (БИН).

Распространен в Юго-Зап., Ср. и Вост. (Китай) Азии. В Европе в качестве заносного известен в Испании и Германии (Atlas..., 1980 : 37). В Вост. Европе — на юго-востоке России, на Украине и в Молдавии (Медведева, 1996 : 48); как очень редкое — в Удмуртии (Баранова и др., 1992 : 26) и Эстонии (Флора..., 1993). В качестве заносного выявлен также на юге Зап. Сибири (Ломоносова, 1992 : 154), на Дальнем Востоке и в Северной Америке (Игнатов, 1988а : 27).

* *Amaranthus acutilobus* Uline et Bray. Минск, Центральный ботанический сад, сорное, 7 IX 1989, цв., пл., № 538 (MSK, LE, LWS, KW, NS, MHA).

В середине XIX в., культивировался в некоторых ботанических садах Европы (Берлина, Вены, Праги). В качестве адвентивного известен в Германии и Франции (Hegi, 1959—1979 : 497).

* *A. mitchellii* Benth. Окр. Минска, на свалке мусора, 28 VII 1988, № 168 (MSK).

Австралийский вид, иногда заносится в страны, экспортирующие австралийскую шерсть. В Европе был отмечен в Голландии, Бельгии, Германии и Швейцарии (Hegi, 1959—1979 : 493).

A. palmeri S. Wats. Окр. Пинска, на территории комбината хлебопродуктов, 19 IX 1976, вег. (MSK, LE).

Североамериканский двудомный вид, известен в качестве заносного в Европе, Вост. Азии и Австралии. В Вост. Европе известен в России — в Москве (Мосякин, 1996) и Удмуртии (Баранова и др., 1992 : 31), на Украине (Mosyakin, 1991; Мосякін, 1995а, б), в Молдавии. Как заносный отмечен также на Дальнем Востоке (Игнатов, 1988а : 10; Буч, Швыдкая, 1989).

A. powellii S. Wats. Западная окраина г. Бобруйска, вблизи Киселевич, на свалке мусора, 17 IX 1979 (MSK); Витебск, окр. ж.-д. ст., на отметке «530/531 км», вблизи ж.-д. полотна, 1 X 1979, Г. Вынаев (MSK); г. Хойники, территория ж.-д. ст., на ж.-д. полотне, 13 IX 1984, № 594а (MSK); вблизи ж.-д. ст. Барановичи-Центральные, на ж.-д. насыпи, 18 IX 1985, № 1495 (MSK, LE).

Североамериканский вид, распространенный во многих странах мира. В Вост. Европе известен на Украине (Мосякін, 1989, 1995а, б), в Удмуртии (Баранова и др., 1992 : 31). Нами собран также на Кавказе: Сочи, к северо-востоку от ж.-д. ст. Сочи, на ж.-д. полотне, 29 VII 1991, цв., пл., № 988 (MSK).

A. viridis L. Полоцк, окр. ж.-д. ст., на ж.-д. полотне, 14 VII 1977, № 314/218, Д. Третьяков, Г. Вынаев (MSK).

Широко распространен как сорное растение в тропических и отчасти субтропических странах земного шара. В Европе известен в Испании, Греции и Италии. В Вост. Европе отмечен только в Удмуртии (Баранова и др., 1992 : 31). Для территории бывшего СССР приводится для Предкавказья (Краснодар) (Цвелев, Бочкин, 1992 : 101), Абхазии (Игнатов, 1988б : 113), Ср. Азии (Таджикистан, Туркмения) (Гусев, 1971 : 1359) и Дальнего Востока (Игнатов, 1988а : 14). В LE имеются также экземпляры из Азербайджана. По нашим наблюдениям, *A. viridis* заметно натурализовался на юге России в Краснодарском крае, где собран нами в следующих пунктах: Армавир, у ж.-д. ст., на ж.-д. полотне, 18 VII 1991, пл., № 871 (MSK), часто; ж.-д. ст. Курганная, на ж.-д.

полотне, 25 VII 1991, пл., № 932 (MSK); г. Сочи, к северо-востоку от ж.-д. ст. Сочи, на ж.-д. полотне, 29 VII 1991, пл., № 1001а (MSK, LE).

Rumex dentatus L. Окр. г. Минска, на свалке мусора, 29 VIII 1987, № 432 (MSK); там же, 5 VIII 1990, № 654 (MSK); там же, 17 VIII 1993, № 2843 (MSK); Минск, вблизи ж.-д. ст. Больница, на ж.-д. полотне, 24 VIII 1993, № 2884 (MSK); вблизи ж.-д. ст. Орша-Западная, место мойки товарных вагонов, 8 VIII 1995, № 4233 (MSK, LE, MHA).

Цитируемые экземпляры по ряду морфологических признаков (прежде всего по размерам внутренних листочков околоцветника — около 4 мм дл. и 2 мм шир. и по наличию у всех 3 листочков околоцветника желвачков) ближе всего к *R. dentatus* subsp. *halacsyi* (Rech.) Rech. fil. (*R. halacsyi* Rech.). Этот подвид известен в Центр. и Южн. Европе (Греция, Болгария, Румыния, юго-запад Испании) (Rechinger, Akeroyd, 1993 : 106). В Вост. Европе в качестве заносного известен в Удмуртии (Баранова и др., 1992 : 34), а также найден В. Д. Бочкиным в Московской обл. (личное сообщение).

R. palustris Smith. Брест: вблизи ж.-д. ст., заболоченная западина у ж.-д. полотна, 5 VIII 1977, Д. Третьяков, Г. Вынаев, № 684/530 (MSK); там же, на территории речного порта, 10 VIII 1977, они же, № 782/626 (MSK); там же, вблизи ул. Дачная, пойма р. Буг, заболоченные места вокруг стариц, 6 VIII 1996, № 4819 (MSK, LE, MHA); Брестский р-н, окр. д. Козловичи, пойма р. Буг, 16 VII 1997, № 5282 (MSK); Брестский р-н, окр. д. Боярская Котельня, по берегу р. Буг, 16 VII 1997, № 5294 (MSK).

Распространен в Центр. и Южн. Европе. В Вост. Европе встречается на юге и юго-западе Украины и на юге Молдавии, а также в Предкавказье — в Краснодарском крае (Цвелев, Бочкин, 1992). В Гербарии БИН имеются более ранние сборы этого вида из Ставропольского края «Долина р. Кура, с. Эдессия, 15 VI 1906, № 605, И. Новопокровский».

R. pulcher L. Гомель, на территории комбината хлебопродуктов, на ж.-д. полотне, 7 IX 1985, № 1389 (MSK).

Распространен преимущественно в Южн., Юго-Вост. и Атл. Европе, а также на Кавказе и в Ср. Азии (Ашхабад). В качестве заносного растения — в Северной Америке и Южн. Африке. В Вост. Европе — в Крыму (Грабовская, 1996).

* *R. brownii* Campd. Окр. Минска, на свалке мусора, 29 VIII 1987, № 417 (MSK).

Занесен с шерстью из Австралии. Наш экземпляр идентичен образцам из Австралии, хранящимся в LE. У этого вида внутренние листочки околоцветника при плодах без желвачков, по краю с 2—3 щетиновидными зубцами 1.5—2 мм дл., на верхушке крючковидно изогнутыми.

Brassica tournefortii Gouan. Гомельская обл., Рогачевский р-н, пос. Ильич, на территории фабрики первичной обработки шерсти, 13 IX 1985, № 1449 (MSK).

Средиземноморский вид, встречается в Греции, Испании, Италии (Atlas..., 1996 : 251) и сев. Африке. Как заносное был отмечен в Великобритании, Германии, Франции и Чехословакии. Близкий к этому виду, а по мнению Н. Н. Цвелева, даже тождественный ему *B. sisymbrioides* (Fisch.) Grossh. приводился в качестве заносного растения на Дальнем Востоке (Нечаева, Цвелев, 1989 : 102) и в Удмуртии (Ижевск) (Баранова и др., 1992 : 39).

* *Cardaria propinqua* (Fisch. et Mey.) N. Busch (*Lepidium propinquum* Fisch. et Mey.). Минск, вблизи ж.-д. ст. «Больница», на склоне ж.-д. насыпи, 17 IX 1991, № 1336, Д. Третьяков, Я. Гузик (MSK, LE, MHA. KW, MW, LWS, KRAM). Опр. В. Н. Дорофеев.

Североиранский вид, достоверно известный из Юго-Зап. Азии и Кавказа. Распространение его в Турции и Иране из-за отсутствия достоверного материала полностью не выяснено (Гросгейм, 1950 : 116; Дорофеев, 1996 : 94).

Conringia planisiliqua Fisch. et Mey. Окр. г. Осиповичи, в 2 км к западу от ж.-д. ст., на ж.-д. полотне, 4 VI 1992, № 1458 (MSK); ж.-д. ст. Бобруйск, на ж.-д. полотне, 5 VI 1993, № 2454 (MSK).

Известен в Юго-Вост. Европе (Греция) и Юго-Зап. Азии (Ball, 1993 : 403). В качестве заносного растения найден А. Пузыревым в Удмуртии.

* *Crambe abyssinica* Hochst. ex R. E. Fries. Минск, Республиканская станция натуралистов, сорное, 2 X 1982, № 607 (MSK, LE, MHA).

Этот восточно-африканский вид, а также близкий к нему *C. hispanica* культивировались в бывшем СССР (в Воронежской, Кировской областях России, в Башкирии, на Украине, в Латвии) с 1939 г. в качестве масличной и кормовой культуры (Вульф, Малеева, 1969 : 172).

Erysimum versicolor (Bieb.) Andrz. Брест, северная часть, на ж.-д. полотне, песчаные места, 25 VI 1995, № 4119 (MSK); на площади 2 × 4 м.

Распространен в степных районах Вост. Европы (Украина, Россия), Ср. Азии, Зап. Сибири и на Кавказе (Восточное Предкавказье) (Дорофеев, 1991 : 988).

Isatis costata C. A. Mey. Пинск, территория комбината хлебопродуктов, у ж.-д. полотна, 26 VI 1977, № 142 (MSK). Определил В. Н. Дорофеев.

Встречается в степных районах Вост. Европы (Украина, Россия), Зап. и Вост. Сибири, Ср. Азии и на севере Монголии (Котов, 1979 : 65).Занесен в Удмуртию (Баранова и др., 1992 : 41).

Sisymbrium strictissimum L. Минск, у стены Центрального ботанического сада, в траве, 22 VI 1992, fl., 17 IX 1992, fr., № 1668 (MSK).

Эндемичный европейский вид, распространенный в Зап., Центр., Южн. (Atlas..., 1994 : 16) и Вост. (Украина, юго-восточные и центральные районы европейской части России) Европе. Как заносный — в Скандинавии (Норвегия, Швеция и Финляндия).

* *Reseda phyteuma* L. Гродненский р-н, окр. г. Гродно, в 1 км к юго-западу от ж.-д. ост. пункта Богушевка, на щебне ж.-д. полотна, 9 VI 1995, № 3996 (MSK, LE).

Известен во многих странах Европы. В пределах бывшего СССР приводился только для Закавказья (Нахичевань) (Гроссгейм, 1950 : 256).

R. inodora L. До настоящего времени этот вид не был указан для флоры Белоруссии. В LE нами был обнаружен 1 экземпляр, собранный в прошлом веке в Рогачеве: «prov. Mohhlew, Rogatschoff, 10 VII 1854, R. Pabo», но неверно определенный как *R. luteola* L. По-видимому, случайно занесенное.

Встречается в Юго-Вост. Европе (Болгария, Венгрия, Италия, Румыния и Югославия) и, по-видимому, как заносный в Нидерландах (Yeo, 1993 : 419). В Вост. Европе — в степных и лесостепных районах России, Украины и Молдавии (?).

Euphorbia falcata L. Гомель, ул. Парижской Коммуны, огород, 29 VIII 1970, цв., № 1102 (MSK).

Распространен в Центр. и Южн. Европе, Юго-Зап. Азии. В Вост. Европе — на юго-востоке России, на Украине и в Молдавии (Гельтман, 1996 : 284).

E. platyphyllos L. Минск, Центральный ботанический сад, сорное, 6 X 1980 (MSK). Опр. Д. В. Гельтман (БИН).

E. stricta L. Там же, где и предыдущий вид, 6 X 1980, пл. (MSK). Опр. Д. В. Гельтман.

Sedum pallidum Bieb. Гомель, дворцово-парковая усадьба Паскевича, в траве вокруг стволов деревьев, 14 VI 1978, № 231, Д. Третьяков, Г. Вынаев (MSK); Минск, ул. Платонова, на газоне, 10 VII 1997, № 5268 (MSK). По-видимому, одичавшее растение.

Встречается в Юго-Вост. Европе (южная часть Балканского п-ова), в Юго-Зап. Азии. В Вост. Европе — на Украине в Крыму (Борисова, 1939; Мякушко, 1987 : 153; Webb et al., 1993 : 436).

S. reflexum L. Окр. г. Гродно, лесопарковая зона «Пышки», береговой склон правого берега р. Неман, 17 VI 1979, Е. Блудов (MSK), опр. Д. Третьяков; Осиповичский р-н, окр. ж.-д. ст. Верейцы, в 5 км к северо-западу на ж.-д. насыпи, на отметке «403 км», 20 VIII 1977, № 786/943, Д. Третьяков, Г. Вынаев (MSK), на площади 20 × 50 м.

Распространен почти во всех странах Сев., Центр. и Южн. Европы от Скандинавии до Сицилии и северной Греции и от Пиренейского п-ова до Польши и Украины. В Белоруссии в основном культивируется в качестве декоративного растения, иногда дичает.

S. forsterianum Sm. Северная окраина г. Бреста, Плоска, возле кладбищ, песчаные места, 24 VI 1995, № 4090 (MSK). Одичавшее из культуры.

Известен на юго-западе Европы, в Бельгии, Великобритании, Германии, Нидерландах, Испании, Португалии и Франции (Webb et all., 1993 : 432).

Potentilla bifurca L. Окр. ж.-д. ст. Пуховичи, у о. п. Вендеж, на отметке «740 км», на ж.-д. насыпи, 18 VIII 1977, № 718/851, Г. Вынаев, Д. Третьяков (MSK), на площади 1 × 7 м; ж.-д. ст. Гродно-Сортировочный (Полесский парк), 7 VI 1980. № 34, Е. Блудов (MSK); окр. ж.-д. ст. Барановичи-Полесские, на ж.-д. полотне, 18 IX 1985, № 1512 (MSK).

Этот степной вид распространен в Центр. Азии, в степной зоне Зап., Ср. и Вост. Сибири (Курбатский, 1988 : 48). Точно установить его распространение в Вост. Европе не представляется возможным, так как во многих флористических обработках этот таксон понимают широко, включая в него несколько видов.

P. orientalis Juz. Гомель, 10 VI 1970, З. Лисичкина (MSK); Минский р-н. вблизи ж.-д. ст. Колодищи, на отметке «731 км», на ж.-д. полотне, 18 V 1975, № 298/45, Д. Третьяков, Г. Вынаев (MSK, MHA, LE. NS, LWS, LW, MW); там же, 10 VI 1975, № 334 (MSK); там же, у отметки «733/734 км», 23 VII 1976, № 379, Д. Третьяков, Г. Вынаев (MSK, LE, MHA, MW, KW); там же, 14 VI 1986, № 19, Н. Козловская (MSK); вблизи ж.-д. ст. Минск-Восточный, у ж.-д. полотна, 18 VI 1976, № 6, Е. Блудов (MSK, MW); г. Лида, у ж.-д. полотна, 9 VIII 1979, № 206, Е. Блудов (MSK, MHA, LE, NS, LWS); окр. Минска, Шабаны, ул. Инженерная, 4, на травяном газоне, 18 VIII 1995, № 4269 (MSK).

Potentilla × *pendicula* Hausskn. (*Potentilla argentea* L. × *P. laciniosa* Waldst. et Kit. ex Nestl.). Брест, окр. ж.-д. ст., на ж.-д. полотне, 5 VIII 1977, № 656/514, Д. Третьяков, Г. Вынаев (MSK). Определил И. Сояк.

P. semiglabra Juz. Вблизи ж.-д. о. п. Еремино, в 9 км к северо-северо-западу от ж.-д. ст. Гомель, на ж.-д. насыпи, 15 VI 1978 (MSK, LE); г. Скидаль, на ж.-д. полотне, VII 1980, № 141, Е. Блудов (MSK, LE); Гродненская обл., окр. ж.-д. ст. Поречье, вдоль ж.-д., 5 VI 1995, № 3945 (MSK).

Встречается в Вост. Сибири, на Дальнем Востоке, в Монголии и северных районах КНР (Курбатский и др., 1988 : 48). Как заносный известен в Удмуртии (Баранова и др., 1992 : 57). В LE имеется экземпляр из Ново-Фоминского р-на Московской обл. (сборы А. Чичева, 1977 г.)

Geum macrophyllum Willd. Минск, Центральный ботанический сад, вдоль тропинок, 11 IX 1991, № 1234 (MSK); Минск, лесопарк им. Челюскинцев, вблизи аттракционов, среди сосновых насаждений, 3 VII 1992, № 1437 (MSK); там же, лесопарк им. 50-летия Октября, сосновый лес с елью, вдоль дорожек и на опушках, 30 V 1995, № 2388 (MSK); окр. г. Минска, в 2 км к востоку-юго-востоку от д. Цна, сосняк разнотравный с примесью ели и других лиственных пород деревьев, вдоль тропинок и на опушках, 19 VI 1996, Д. Третьяков, В. Гуцевич (MSK).

Естественный ареал вида охватывает северную часть Вост. Азии, Северную Америку. Известен в Великобритании, Норвегии, Швеции, Финляндии и Чехии (Smejkal, 1995 : 322). В Россию этот вид был завезен в 1834 г. и посажен в Удельнинском парке в окр. Санкт-Петербурга (Гусев, 1964 : 1265), сейчас широко распространился в Санкт-Петербурге и его окрестностях. В Гербарии Главного ботанического сада (MHA) нами определены экземпляры этого вида, собранные в Москве (сборы В. Макарова, 1981, 1985, 1987 гг. и В. Бочкина, 1986 г.).

Geum × *gajewskii* Smejkal (*G. macrophyllum* Willd. × *G. urbanum* L.). Минск, лесопарк им. Челюскинцев, среди сосновых насаждений, 1 VII 1992, № 1808 (MSK).

Prunus pumila L. Могилевская обл., окр. ж.-д. ст. Осиповичи, вдоль ж.-д. полотна и на склонах ж.-д. насыпи, 4 VI 1992, № 1468 (MSK, LE), на площади 10 × 100 м; окр. г. Витебска, лесопарк «Мазурино», на поляне, 23 VI 1992, № 1674 (MSK).

У этого североамериканского вида известны 4 разновидности: var. *pumila*, var. *cuneata* (Raf.) L. Bailey, var. *depressa* (Pursh.) Gleason и var. *bessey* (Bailey) Gleason (Gleason, Cronquist, 1993), отличающиеся друг от друга главным образом по форме роста и выделяемые некоторыми авторами в самостоятельные виды. Для стран Вост. Европы (Прибалтика, Россия, Украина, Молдавия) приводится var. *bessey* в качестве вида *Prunus bessey* Bailey. В литературе имеются сведения о введении этой разновидности в культуру с начала XIX в. Собранные нами экземпляры ближе всего к типовой разновидности var. *pumila.* Популяция *P. pumila* из окр. ж.-д. ст. Осиповичи создает впечатление хорошо натурализовавшейся, растения обильно плодоносят и самостоятельно расселяются. Для Белоруссии в качестве разводимого в садах и парках приводился также *Cerasus bessey* Lunell., но без каких-либо указаний о его дичании (Цеттерман, 1950 : 144). Экземпляры в MSK из Минска и Лошицы (сборы В. Михайловской, 1948), определенные как *C. bessey*, также следует отнести к типовой разновидности.

Amoria resupinata (L.) Roskov (*Trifolium resupinatum* L.). Жлобинский р-н, д. Солоное, на хозяйственном дворе, 21 IX 1991, № 1343 (MSK).

Распространен почти во всех странах Европы, в Зап. и Ср. Азии, заносное или интродуцированное во многих других странах. В Вост. Европе известен на Украине (Причерноморье, Крым и в качестве культивируемого растения в более северных районах).

Galega orientalis Lam. Брестский р-н, окр. д. Селяхи, в 1.4 км к северу, опушка соснового леса с дубом, вдоль поля, 9 VI 1994, № 3129 (MSK), на площади 3 × 30 м; отдельные растения встречаются по краю поля вдоль шоссе Приборово-Селяхи, а также в окр. д. Остромечево; Каменецкий р-н, окр. д. Кустичи, в 4 км к западу, вдоль дороги в дубраве, 9 VIII 1996, № 4837 (MSK).

Этот кавказский вид в условиях юго-востока Белоруссии имеет явные признаки натурализации вблизи прежних мест его культивирования в качестве кормового, медоносного и сидератного растения. В качестве дичающего растения известен также в России в Ивановской обл. (Борисова, 1993).

* *Lathyrus leptophyllus* Bieb. (*L. angulatus* L.). Минск, Центральный ботанический сад, сорное, 6 X 1989, № 582 (MSK).

Распространен в Средиземноморском и Балкано-Малоазийском районах. Для бывшего СССР приводился только для Кавказа (Восточное Закавказье, близ Ахсу) предположительно в качестве заносного растения (Федченко,1948 : 497).

Ononis repens L. Брест, вблизи ул. Инженерной, у грузовой платформы, на ж.-д. насыпи, 25 VI 1995, № 4121 (MSK); там же, 31 VIII 1995, № 4368 (MSK).

В Европе встречается почти во всех странах от Пиренеев, Великобритании, Скандинавии до Балкан, Чехии и Польши (Kirschner, Stepánek, 1995 : 442).

Vicia biennis L. (*V. picta* Fisch. et C. A. Mey.). Брест, правобережье р. Мухавец, на свалке мусора, 30 IX 1976 (MSK). Опр. В. Д. Бочкин.

В основном долинно-речной вид, распространенный в Вост. Европе на юге и юго-востоке Украины, России, в Молдавии, а также на юго-востоке Центр. Европы (низовье Дуная), на Кавказе, юго-западе Зап. Сибири и северо-западе Ср. Азии (Цвелев, 1987). Отмечается как заносное в более северных районах России: Московская обл. (Рускова, 1962; Игнатов, Макаров, 1985), Мордовия (Силаева, 1989).

V. lathyroides L. Брестский р-н; окр. д. Томашевка в 2 км к югу, невысокие песчаные холмы, 10 VI 1994, № 3181 (MSK, LE); окр. д. Пяски, опушка сосняка, на песке, 5 V 1997, № 4915, 4915а (MSK, LE).

Встречается в Центр. и Вост. (запад Украины, Прибалтика — Эстония, Латвия) Европе (Цвелев, 1987 : 146). Впервые для Белоруссии этот вид приводится Жилибером, а позже Линдеманном для окр. Гродно и Чоловским для Могилевской губернии. Как выяснил И. К. Пачоский (1897), экземпляры, собранные Жилибером, относятся к *V. angustifolia* Reichard. Сам Пачоский находил *V. lathyroides* в окр. Буда-Кошелево (Пачоский, 1897), однако в Гербариях Белоруссии и России цитируемые экземпляры пока нами не обнаружены.

Tribulus terrestris L. Вблизи ст. Минск-Сортировочный, на ж.-д. полотне, 17 IX 1991, № 1318 (MSK); Брест, западнее ж.-д. ст., у бетонного забора, 1 IX 1995, № 4375 (MSK).

Широко распространен в качестве заносного во многих умеренных, субтропических и тропических странах Европы, Ср., Центр., Вост. и Южн. Азии, в Африке и Северной Америке. В Вост. Европе — преимущественно в степных районах на юго-востоке России и Украины. В России, кроме того, известен на юге Зап. и Вост. Сибири и как заносное на Дальнем Востоке. Занесен на север Украины (Киев) (Мосякін, 1991 : 56) и в Липецкую обл. России (Тихомиров и др., 1995).

Bifora radians Bieb. Ж.-д. ст. Бобруйск, на ж.-д. полотне, 5 VI 1993, № 2465 (MSK).

Древнесредиземноморский вид, распространенный в Средиземноморье, Юго-Зап. Азии и как заносное в Центр. Европе и Северной Америке (Шишкин, 1950 : 202). В Вост. Европе — на Украине в Крыму (Причерноморье), а также как заносное в более северных районах России (Москва) (Макаров, Игнатов, 1983), на Украине (Киев) (Мосякін, 1991), в Латвии (Рига) (Табака и др., 1988).

Caucalis platycarpos L. Там же, 5 VI 1993, № 2452 (MSK). Ранее вид приводился для г. Полоцка (Вынаев, Третьяков, 1979), но, как позже выяснилось, ошибочно — вместо *Turgenia latifolia* (L.) Hoffm.

Древнесредиземноморский вид, встречается в Южн. Европе, Юго-Зап. и Ср. Азии. В Вост. Европе — на юге России и Украины (Крым), редко заносится в более северные районы — Удмуртию (Баранова и др., 1992), Московскую (Игнатов и др., 1990 : 69) и другие центральные области России (Губанов и др., 1995), а также в Латвию (Табака и др., 1988).

Chaerophyllum aureum L. (*C. maculatum* Willd. ex DC). Впервые на территории Белоруссии обнаружен в Гомельской обл.: «ст. Василевичи, вдоль полотна железной дороги, 25 VI 1949, В. Михайловская» (MSK), но был неверно определен. Позже нами собирался в разных районах Белоруссии: ст. Пуховичи, на ж.-д. полотне, 12 VI 1987, № 91 (MSK); там же, в 1.5 км к юго-юго-востоку от ст. Пуховичи, вдоль ж.-д. полотна, 27 VI 1993, № 2686 (MSK); Орша, восточнее ж.-д. вокзала, 23 VI 1992, № 1669 и № 1669a, (MSK); г. Лида, на склоне ж.-д. насыпи, 16 VI 1993, № 2611 (MSK); окр. ж.-д. ст. Руденск, в 1.5 км к юго-востоку, на склоне ж.-д. насыпи, 10 VII 1993, № 2707 (MSK); окр. г. Минска, вблизи о. п. Лошица, вдоль ж.-д. полотна, 10 VII 1993, № 2720 (MSK); Гродно, левый берег р. Неман, в черноольшанике, 27 VI 1997, № 5262 (MSK).

По нашим наблюдениям, этот вид встречается в большом количестве вдоль ж.-д. полотна и в придорожных посадках почти на всем протяжении от Минска (о. п. Лошица) до ст. Пуховичи: на отметке «470 км»; о. п. Седча; о. п. Рыбцы; ст. Руденск; о. п. Новое Село; о. п. Дричин; на отметке «442 км»; о. п. Вендеж; о. п. Техникум. Такое массовое распространение и натурализация в условиях Белоруссии среди заносных видов явление довольно редкое. Время и характер заноса данного вида в Белоруссию сейчас трудно установить, но, по всей вероятности, *C. aureum* занесен уже давно, не менее 50 лет назад.

Центрально-европейско-крымско-кавказский вид широколиственных и смешанных лесов, распространенный в Центр. Европе, Зап. Азии. В Вост. Европе — на Украине (в Крыму и в Закарпатье) (Шишкин, 1950). В качестве заносного растения впервые найден в России в Москве (парк Кусково) в 1976 г. (Скворцов, 1982 : 45). Позже отмечался также в других парках Москвы (Игнатов и др., 1990 : 69) и Санкт-Петербурга (Конечная, Игнатьева, 1996 : 102).

* *Scandix iberica* Bieb. Вблизи ж.-д. ст. Бобруйск, на ж.-д. полотне, 5 VI 1993, № 2461 (MSK). Определила В. М. Виноградова. Известен в Зап. Азии.

S. pecten-veneris L. Там же, 5 VI 1993, № 2461a (MSK).

Сорное растение, распространенное в Центр., Южн. Европе, Юго-Зап., Южн. и Ср. Азии.Заносное в южн. Африке, Северной Америке, Новой Зеландии и др. (Шишкин, 1950). В Вост. Европе — в Крыму, а также в качестве заносного в Удмуртии (Баранова и др., 1992).

Turgenia latifolia (L.) Hoffm. Окр. г. Минска, Ратомка, 1927; Полоцк, на ж.-д. полотне, 14 VII 1977, № 324/227, Г. Вынаев, Д. Третьяков (MSK); Гродно, на ж.-д. полотне, 9 VI 1981, № 62, Е. Блудов (MSK); у ж.-д. ст. Минск-Восточный, на ж.-д. полотне, 14 VII 1989, № 350 (MSK); окр. ж.-д. ст. Осиповичи, к юго-юго-востоку, на ж.-д. полотне, 6 VI 1992, № 1494 (MSK); окр. ж.-д. ст. Бобруйск, на ж.-д. полотне, 5 VI 1993, № 2459 (MSK).

Сорное растение, распространенное в Средиземноморье, Юго-Зап., Южн. и Ср. Азии, а также занесенное во многие страны Европы и в Северную Америку (Шишкин, 1950). В Вост. Европе — на юге Украины, в Молдавии и юго-востоке России; как заносное — в более северных районах России: в Тверской (Нотов, 1986), Московской (Игнатов и др., 1990), Воронежской, Брянской, Курской (Губанов и др., 1995) областях, Коми (Мартыненко, 1990), а также в Латвии (Рига) (Шулц, 1976), на Украине (Киев) (Мосякін, 1991). Занесен также на Дальний Восток (Шлотгауэр, Небайкин, 1984).

* *Cephalaria syriaca* (L.) Roem. et Schult. Бобруйск, на ж.-д. полотне, 5 VI 1993, № 2463 (MSK).

Этот вид распространен в Южн. Европе, в Ср. и Юго-Зап. Азии.

Galium humifusum Bieb. Брест, вблизи ул. Инженерной, на ж.-д. полотне, 25 VI 1995, № 4102 (MSK).

Распространен в Южн. Европе, Ср. и Юго-Зап. Азии. В Вост. Европе — на юге Украины, в Молдавии, на юго-востоке России. В качестве заносного растения отмечен в Московской обл. в 1897 г. близ ст. Быково (Игнатов и др., 1990 : 82).

Amsinckia micrantha Suksd. (*A. menziesii* auct. non (Lehm.) A. Nelson et Macbr.). Вблизи ж.-д. ст. Пуховичи, на ж.-д. полотне, 6 VI 1992, № 1490, 1490а (MSK); там же, к югу от станции, 27 VI 1993, № 2670 (MSK); к востоку от ж.-д. ст. Бобруйск, на ж.-д. полотне, 5 VI 1993, № 2469 (MSK).

Распространен на северо-западе Северной Америки, в качестве заносного — на севере Европы. Впервые на территории бывшего СССР был обнаружен на Дальнем Востоке (в Хабаровском крае, в г. Охотске) в 1973 г. (Харкевич, 1975; Старченко, 1991), несколько позже, в 1987—1988 гг., — в Литве в городах Клайпеда и Шяуляй (Попова и др., 1990) и в Удмуртии в г. Ижевске (Баранова и др., 1992 : 78).

Nonea lutea (Desr.) DC. Витебск, Ботанический сад, у тропы и сорное на грядках, 23 VI 1992, № 1670 (MSK).

Сорный вид, распространенный в Южн. и Юго-Вост. Европе (Италия, Югославия, Греция), в странах Юго-Зап. Азии. В странах Вост. Европы известен преимущественно на юге и юго-востоке Украины и России. Заносится в более северные районы России: Тверскую (Малышева, 1980 : 102), Брянскую (Босек, 1986 : 99), Липецкую (Александрова и др., 1996) области, Удмуртию (Баранова и др., 1992 : 80), а также Украины (Киев) (Мосякін, 1991).

Veronica triphyllos L. Брестский р-н: в 2 км к югу от д. Томашевка, по краю поля, 10 VI 1994, Д. Третьяков, С. Дмитриева, № 3168 (MSK); там же, невысокие песчаные холмы, 10 VI 1994, № 3186 (MSK); там же, 3 VI 1996, № 4562 (MSK); окр. д. Боярская Котельня, в посевах ржи, 5 V 1997, Д. Третьяков, М. Джус, № 4927 (MSK). Для Белоруссии раньше приводился только из окр. г. Гродно И. Жилибером (Пачоский,1899 : 67).

Встречается в Центр. и Южн. Европе, Юго-Зап. Азии и сев. Африке. В странах Вост. Европы встречается в южных и западных районах Украины, на юго-востоке России и в Прибалтике (Литва и Эстония).

Galeopsis angustifolia Ehrh. ex Hoffm. Брест, вблизи ул. Путевая, на ж.-д. полотне, 13 VIII 1996, № 4852 (MSK). Сорный вид, обычный в Западной Европе.

Wiedemannia orientalis Fisch. et C. A. Mey. В 2.5 км к западу от ж.-д. ст. Осиповичи, комбинат хлебопродуктов, вдоль ж.-д. полотна, 4 VI 1992, № 1464 (MSK); окр. ж.-д. ст. Бобруйск, на ж.-д. полотне, 5 VI 1993, № 2453 (MSK). Опр. А. Н. Пузырев. Этот вид также найден Пузыревым в Удмуртии (личное сообщение).

**Artemisia schrenkiana* Ledeb. Брест, вблизи ул. Инженерной, на ж.-д. полотне, 25 VI 1995, № 4100, 4360 (MSK, LE). Опр. А. Куприянов.

Пустынно-степной солончаковый вид, распространенный в Центр. (запад Монголии, северо-запад Китая) и Ср. Азии (Поляков, 1961), а также в Зап. Сибири (юго-запад и низкогорья Алтая). В Вост. Европе, по-видимому, еще не отмечался.

Carduus pycnocephalus L. Окр. г. Минска, на свалке мусора, 29 VIII 1987, № 431 (MSK, LE).

Распространен в Южн. Европе, реже отмечается в качестве заносного растения в Центр. (Польша) (Rostański, Sowa, 1986—1987 : 160) и Вост. (Молдавия, Украина, окр. Ялты) (Гельтман, 1994) Европе.

Centaurea depressa Bieb. Окр. ж.-д. ст. Осиповичи, в 2 км к западу, на ж.-д. полотне, 4 VI 1992, № 1457 (MSK); окр. ж.-д. ст. Бобруйск, на ж.-д. полотне, 5 VI 1993, № 2451 (MSK).

В качестве сорного широко распространен в Средиземноморье и Юго-Вост. Европе (Балканский п-ов, Сицилия), в Юго-Зап., Ср., Центр., Южн. (северо-западная часть Индии) Азии. В Вост. Европе этот вид известен в Крыму (Черепанов, 1994). Сравнительно недавно обнаружен на севере Украины — в Киеве (Мосякін, 1991).

Chrysanthemum segetum L. Вблизи ж.-д. ст. Минск-Сортировочный, на ж.-д. полотне, 17 IX 1991, № 1321, Д. Третьяков, Я. Гузик (MSK).

Встречается на юге Скандинавии, в Центр. и Атл. Европе, в Средиземноморье, а также в Юго-Зап. Азии. В Вост. Европе это преимущественно заносное, довольно редкое растение, известное из немногих мест на Украине, в Молдавии, европейской части России и в Прибалтике (Литва, Латвия) (Лякавичюс, 1982 : 233; Цвелев, 1994а : 135). В большинстве стран Европы *C. segetum* отмечен в качестве сегетального и рудерального растения, нередко также культивируются его садовые формы.

Senecio dubitalis C. Jeffrey et Y. L. Chen (*S. dubius* Ledeb.). Окр. г. Минска, вблизи о. п. Мачулищи, на ж.-д. насыпи, 18 VI 1995, № 4013 (MSK, LE); Орша, на ж.-д. полотне, 8 VIII 1995, № 4236 (MSK); Смоленская обл., ж.-д. ст. Красное, вдоль ж.-д. полотна, 10 VIII 1995, № 4244 (MSK); Витебский р-н, окр. д. Бол. Летцы, на ж.-д. насыпи, 5 VII 1996, № 4702 (MSK); Сенненский р-н, окр. ж.-д. ст. Лужки, на ж.-д. насыпи, № 4750 (MSK); Витебский р-н, окр. ж.-д. ст. Замосточье, в 4 км к югу, на ж.-д. насыпи, 7 VII 1996, № 4759 (MSK); в 2—2.5 км к юго-западу от ж.-д. ст. Витебск, на ж.-д. полотне, 12 VII 1996, № 4788 (MSK).

Галофильный вид, распространенный преимущественно в Азии: на юге Зап. и Вост. Сибири, в Ср., Центр. (Монголия, Тибетский и Гималайский районы), Южн. (Индия) Азии. В Вост. Европе — на юго-востоке России (Конечная, 1994 : 55). В качестве заносного отмечен на Дальнем Востоке и в Удмуртии (Баранова и др., 1992). Многочисленные находки *S. dubitalis* в Белоруссии и Смоленской обл. России свидетельствует о расселении этого вида далеко за пределы естественного ареала. Примечательно также то, что все без исключения найденные экземпляры имели цельные, крупнозубчатые, а не перисторассеченные, как у типовых экземпляров, листья.

* *S. inaequidens* DC. Брест, к западу от ж.-д. ст. Брест-Центральный, в траве на ж.-д. полотне, 1 IX 1995, Д. Третьяков, А. Жуковский, № 4376 (MSK, LE); там же, вблизи ул. Инженерной на ж.-д. полотне, 1 VI 1996, № 4542 (MSK).

Южно-африканский вид, который достаточно хорошо натурализовался в некоторых странах Центр. и Южн. Европы (Бельгия, Германия, Италия, Франция) (Chater, Walters, 1976 : 195). В странах Вост. Европы до сих пор еще не отмечался.

Carex stenophylla Wahlenb. Вблизи ж.-д. ст. Орша-Западная, вдоль ж.-д. полотна, 8 VIII 1995, № 4234 (MSK, LE, MHA).

Степной галофильный вид, распространенный в Центр. Европе, на юге Зап. Сибири, в Ср. Азии (Казахстан), а также в Северной Америке. В Вост. Европе — на юге Украины и Молдавии, юге и юго-востоке России, а также как заносный в Московской обл. (Бочкин и др., 1988 : 51).

Aegilops triuncialis L. Окр. г. Минска, на свалке мусора, 29 VIII 1987, № 410 (MSK, LE, WIR, KRAM); вблизи ж.-д. ст. Минск-Восточный, на ж.-д. полотне, 10 IX 1991 (MSK).

Встречается в Средиземноморье, Юго-Зап. и Ср. Азии, а также в других внетропических странах. В Вост. Европе известен на Украине в Крыму и в качестве заносного растения во Львовской обл. (Злаки..., 1977 : 93).

Eragrostis multicaulis Steud. Гомель: привокзальная площадь, сорное на цветочных клумбах, 13 VIII 1985, № 1244 (MSK); там же, парк у дворца Паскевича, сорное, 7 IX 1985, № 1370 (MSK); там же, на территории комбината хлебопродуктов, на ж.-д. полотне, 7 IX 1985, № 1390 (MSK); Минск, Центральный ботанический сад, сорное, 19 VII 1989, № 356 (MSK, LE); там же, между бетонными плитками пешеходных дорожек, 20 X 1989, № 591 (MSK); Брест, ул. Московская, около Дворца культуры, на цветочной клумбе и между плиток тротуара, 4 VIII 1996, № 4797 (MSK).

В Центр. Европе как заносный известен с первой половины XIX в. и в настоящее время отмечен во многих странах (Guzik, Sudnik, 1994). В Вост. Европе — на Украине во Львове (Guzik, Sudnik-Wojcikowska, 1994) и в Удмуртии (Баранова и др., 1992). Встречается в умеренно-теплых и теплых областях Европы, Северной и Южной Америки, Сев., Юго-Зап., Вост. и Южн. Азии.

* *Eriochloa procera* (Retz.) C. E. Hubb. Окр. г. Минска, на свалке мусора, 4 X 1988, № 285 (MSK, LE). Опр. Н. Н. Цвелев.

Широко распространен в Южн. и Юго-Вост. Азии и тропической Африке (Цвелев, 1976 : 667).

Hordeum geniculatum All. Там же, 29 VIII 1987, № 423 (MSK, LE, WIR).

Встречается в Центр. и Южн. Европе, Юго-Зап. и Ср. Азии, заносное в Америке. В Вост. Европе — на Украине (преимущественно в Крыму), на юго-востоке России и как заносный в Прибалтике (Эстония) (Цвелев, 1976 : 197; Злаки..., 1977 : 112).

H. murinum L. Полоцк, к северо-востоку от ж.-д. ст., на ж.-д. полотне, 14 VII 1977, № 327/229, Г. Вынаев, Д. Третьяков (MSK); Слуцк, вблизи ж.-д. ст., вдоль ж.-д. полотна, 5 VI 1987, цв., № 39 (MSK); Брест, вблизи ул. Инженерной, на ж.-д. полотне, 25 VI 1995, № 4097 (MSK).

Известен во многих странах Европы, Юго-Зап. Азии (Иран, Кавказ) и в качестве заносного в Северной Америке и южн. Африке. В Вост. Европе — на Украине и в Молдавии (Цвелев, 1976 : 198; Злаки..., 1977 : 113). Заносится в северные районы Украины (Киев) (Мосякін, 1991), России (Липецкая обл.) (Александрова и др., 1996).

H. leporinum Link. Окр. г. Минска, вблизи д. Великий Тростенец, на свалке мусора, 27 IX 1982, № 568, Г. Вынаев, Д. Третьяков, Л. Мержвинский (MSK); Рогачевский р-н, пос. Ильич, территория фабрики первичной обработки шерсти, 13 IX 1985, № 1440 (MSK); там же, в 2 км к северо-северо-западу от пос. Ильич, по краю свалки, 13 IX 1985, № 1459 (MSK); окр. г. Минска, на свалке мусора, 29 VIII 1987, № 425 (MSK); ж.-д. ст. Руденск, вдоль ж.-д. полотна, № 2710 (MSK).

Распространен в Южн. Европе, Юго-Зап. (Кавказ, Малая Азия, Иран, Афганистан), Ср., Южн. (северо-запад Индии) Азии, в сев. Африке. Занесен в Ср. Европу, южн. Африку и Северную Америку. В Вост. Европе как заносное — в России в Удмуртии (Баранова и др., 1992 : 131), на Украине, в Молдавии (Злаки..., 1977 : 114), а также в Латвии (Табака и др., 1988 : 161).

* *H. spontaneum* C. Koch. Окр. г. Минска, на свалке мусора, 29 VIII 1987, № 435 (MSK, LE).

Встречается в качестве сорного в посевах культивируемых ячменей и других культур в Средиземноморье (вост.), Зап., Ср. и Южн. Азии (Цвелев, 1976 : 199).

Tragus racemosus (L.) All. Окр. г. Минска, на свалке мусора, 28 VII 1988, № 165 (MSK).

Распространен в Южн. Европе, Зап. и Ср. Азии и в качестве заносного в Америке (США), Австралии и других странах. В Вост. Европе — на юге Украины, в Молдавии (Цвелев, 1976 : 650; Злаки..., 1977 : 458), а также как заносное в России в Удмуртии (Баранова и др., 1992 : 137) и в Астраханской обл. (Сафонов, 1992).

Vulpia bromoides (L.) S. F. Gray. Там же, 29 VIII 1987, № 4406 (MSK).

Космополитный сорняк распространен во многих странах Европы, Юго-Зап. Азии (Кавказ, Малая Азия), в Африке, Северной и Южной Америке. В Вост. Европе — в качестве заносного растения на Украине в Закарпатской обл. (Цвелев, 1976 : 425; Злаки..., 1977 : 327). В Польше отмечался как заносное во Вроцлаве (Rostański, Sowa, 1986—1987 : 168).

V. megalura (Nutt.) Rydb. Там же, 29 VIII 1987, № 440 (MSK).

Распространен в Средиземноморской Европе (западное Средиземноморье); в качестве заносного — в Северной Америке, в Вост. Европе в России (близ Новоузенска), на Дальнем Востоке и в других странах (Цвелев, 1976 : 426).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова К. И., Казакова М. В., Новиков В. С. и др. Флора Липецкой области. М., 1996. 367 с.

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 140 с.

Борисова А. Г. Род *Sedum* L. // Флора СССР. М., Л., 1939. Т. 9. С. 45—49.

Борисова Е. А. О новых заносных видах растений Ивановской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 1. С. 130—134.

Босек П. З. О новых и редких растениях Брянской области // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 1. С. 98—101.

Бочкин В. Д., Игнатов М. С., Макаров В. В. Новые адвентивные виды флоры Московской области // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1988. Вып. 151. С. 50—54.

Буч Т. Г., Швыдкая В. Д. Новые и редкие для флоры СССР и Приморского края адвентивные виды // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1512—1517.

Вынаев Г. В., Третьяков Д. И. О классификации антропофитов и новых для флоры БССР индуцированных видов растений // Ботаника. Минск, 1979. Вып. 21. С. 62—74.

Вульф Е. В., Малеева О. Ф. Мировые ресурсы полезных растений. Справочник. Л., 1969. 566 с.

Гельтман Д. В. Род *Carduus* L. // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 229—234.

Гельтман Д. В. Род *Euphorbia* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 262—287.

Грабовская А. Е. (*Бородина*). Род *Rumex* L. // Там же. 1996. С. 101—119.

Гроссгейм А. А. Роды *Lepidium* L., *Reseda* L.. // Флора Кавказа. М.; Л., 1950. Т. 4. С. 114—120, 253—256.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Определитель сосудистых растений центра европейской России. 2-е изд., доп. и перераб. М., 1995. 560 с.

Гусев Ю. Д. Натурализация американских растений в бассейне финского залива // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 9. С. 1262—1271.

Гусев Ю. Д. Щирицы *Amaranthus viridis* L. и *A. crispus* (Lesp. et Thev.) Terracc. в СССР // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 9. С. 1359—1360.

Дорофеев В. И. Новые для Кавказа виды из семейства *Brassicaceae* // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 7. С. 988—989.

Дорофеев В. И. Род *Cardaria* (*Brassicaceae*) во флоре Кавказа // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 93—95.

Злаки Украины. Киев, 1977. 518 с.

Игнатов М. С. Роды *Amaranthus* L., *Atriplex* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988а. Т. 3. С. 9—14, 25—29.

Игнатов М. С. Дополнение к адвентивной флоре Абхазии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988б. Т. 93. Вып. 3. С. 113—115.

Игнатов М. С., Макаров В. В. Дополнение к адвентивной флоре Московской области // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 849—854.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М., 1990. С. 5—105.

Конечная Г. Ю. Род *Senecio* L. // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 52—63.

Конечная Г. Ю., Игнатьева М. Е. Дикорастущие травянистые растения парка Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН // Бот. журн. 1966. Т. 81. № 3. С. 96—105.

Котов М. И. Род *Isatis* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 62—65.

Крылов П. Флора Западной Сибири. *Papaveraceae—Saxifragaceae.* Томск, 1931. Вып. 6. С. 1225—1462.

Курбатский В. И. Род *Potentilla* L. // Флора Сибири. *Rosaceae.* Новосибирск, 1988. С. 38—83.

Ломоносова М. Н. Род *Atriplex* L. // Флора Сибири. *Salicaceae—Amaranthaceae.* Новосибирск, 1992. Т. 5. С. 150—157.

Лякавичюс А. А. Новые и редкие виды растений Литвы // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 232—233.

Макаров В. В., Игнатов М. С. К адвентивной флоре Москвы // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1983. Вып. 127. С. 38—42.

Малышева В. Г. Новые данные по адвентивной флоре Калининской области // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 1. С. 100—104.

Мартыненко В. А. Адвентивные растения таежной зоны Коми АССР // Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера. Сыктывкар, 1990. С. 7—15. (Тр. / Коми науч. центр УрО АН СССР; № 108).

Медведева Н. А. Род *Atriplex* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 44—54.

Млынарчик М. П. Таксономическое и формовое разнообразие рода *Gypsophila* L. в условиях Беларуси // Тез. докл. междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы сохранения биологического разнообразия Беларуси». Минск, 1993. С. 121—123.

Мосякін С. Л. Флористичні знахідки в м. Києві та на його околицях // Укр. бот. журн. 1989. Т. 46. № 4. С. 21—23.

Мосякін С. Л. Доповнення та уточнення до адвентивної флори м. Києва // Укр. бот. журн. 1991. Т. 48. № 2. С. 54—57.

Мосякін С. Л. Огляд роду *Amaranthus* L. (*Amaranthaceae*) в Україні // Укр. бот. журн. 1995а. Т. 52. № 2. С. 225—236.

Мосякин С. Л. Додаткові відомості про поширення деяких видів роду *Amaranthus* L. (*Amaranthaceae*) в Україні // Укр. бот. журн. 1995б. Т. 52. № 3. С. 384—387.

Мосякин С. Л. Род *Amaranthus* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 11—18.

Муравьева О. А. Род *Cerastium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 6. С. 430—466.

Муравьева О. А. Род *Cerastium* L. // Флора Ленинградской области. Л., 1957. Вып. 2. С. 98—101.

Мякушко Т. Я. Род *Sedum* L. // Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. С. 152—153.

Невский С. А. Род *Delphinium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 99—183.

Нечаева Т. И., Цвелев Н. Н. О двух заносных видах крестоцветных (*Brassicaceae*) Дальнего Востока // Новости сист. высш. раст. 1989. Т. 26. С. 102—103.

Нотов А. А. О некоторых новых и редких для Калининской области видах растений // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1683—1686.

Пачоский И. К. Флора Полесья и прилежащих местностей // Тр. о-ва естествоиспытателей. СПб., 1897. Т. 27. Вып. 2. С. 1—260; 1899. Т. 29. Вып. 3. С. 1—115.

Поляков П. П. Род *Artemisia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1961. Т. 26. С. 425—631.

Попова Т. Н., Гуджинскас З. А., Земскова Е. А. Род *Amsinckia* (*Boraginaceae*) во флоре СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 276—278.

Рускова В. М. Особенности развития некоторых дикорастущих видов *Vicia* в условиях культуры // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1962. Вып. 46. С. 79—86.

Сафонов Г. Е. Дополнение к флоре Астраханской области // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 5. С. 60—61.

Силаева Т. Б. О новых находках адвентивных видов во флоре Мордовии // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., 1989. С. 44—45.

Скворцов А. К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. III // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1982. Вып. 124. С. 43—47.

Старченко В. М. Род *Amsinckia* Lehm. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 275.

Табака Л. В., Гаврилова Г. Б., Фатаре Т. Я. Флора сосудистых растений Латвийской ССР. Рига, 1988. 196 с.

Тимохина С. А. Род *Consolida* (DC.) S. F. Gray. // Флора Сибири. *Portulacaceae—Ranunculaceae.* Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 128—129.

Тихомиров В. Н., Александрова К. И., Казакова М. В. О некоторых новинках флоры Липецкой области // Современное состояние растительного и животного мира Липецкой области и проблемы их охраны. Липецк, 1995. Ч. 1: Растительный мир и проблемы его охраны. С. 120—129.

Третьяков Д. И. Новые заносные виды растений во флоре Белоруссии // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 6. С. 903—910.

Третьяков Д. И. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Белоруссии // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 255—266.

Третьяков Д. И. О новых и редких адвентивных растениях для города Смоленска, Ленинградской области и Краснодарского края // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 82—90.

Федченко Б. А. Род *Lathyrus* L. // Флора СССР. М., Л., 1948. Т. 13. С. 479—520.

Флора Балтийских республик. Сводка сосудистых растений. *Lycopodiaceae—Droseraceae.* Тарту, 1993. Т. 1. 378 с.

Харкевич С. С. *Amsinckia* Lehm. — новый род для флоры СССР (сем. *Boraginaceae*) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 5. С. 696—698.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелев Н. Н. Род *Vicia* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 127—148.

Цвелев Н. Н. Род *Chrysanthemum* L. // Флора европейской части СССР. СПб., 1994а. Т. 7. С. 134—135.

Цвелев Н. Н. О роде лютик (*Ranunculus, Ranunculaceae*) в Восточной Европе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994б. Т. 99. Вып. 5. С. 64—76.

Цвелев Н. Н., Бочкин В. Д. О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 99—106.

Цеттерман Н. О. Род *Cerasus* Juss. // Флора БССР. Минск, 1950. С. 142—149.

Черепанов С. К. Род *Centaurea* L. // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 260—288.

Шишкин Б. К. Роды *Chaerophyllum* L., *Scandix* L., *Turgenia* Hoffm., *Bifora* Hoffm. // Флора СССР. М.; Л., 1950. Т. 16. С. 94—117, 139—148, 174—177, 198—202.

Шлотгауэр С. Д., Небайкин В. Д. К познанию адвентивной флоры южной части Хабаровского края // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР 1984. Вып. 134. С. 42—45.

Шулц А. А. Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 10. С. 1445—1454.

Шулц В. А. О морфологических особенностях и географическом распространении рода *Pseudosaponaria* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 214—218.

Atlas Florae Europaeae. Helsinki, 1980. Vol. 5. *Chenopodiaceae* to *Basellaceae*. 119 p.; 1983. Vol. 6. *Caryophyllaceae* (*Alsinoideae* and *Paronychioideae*). 176 p.; 1986. Vol. 7. *Caryophyllaceae* (*Silenoideae*). 229 p.; 1991. Vol. 9. *Paeoniaceae* to *Capparaceae*. 110 p.; 1994. Vol. 10. *Cruciferae* (*Sisymbrium* to *Aubrieta*). 224 p.; 1996. Vol. 11. *Cruciferae* (*Ricotia* to *Raphanus*). 310 p.

Ball P. W. Conringia Adanson // Flora Europaea. 2nd ed. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 403.

Chater A. O., Walters S. M. Senecio L. // Flora Europaea. Cambridge, 1976. Vol. 4. P. 191—205.

Chater A. O., Walters S. M. Silene L. // Flora Europaea. 2nd ed. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 191—218.

Gleason H. A., Cronquist A. Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. 2nd ed. New York, 1993. 910 p.

Guzik J., Sudnik-Wojcikowska B. Nowe lub rzadkie w Polsce rosliny synantropijne. 1. *Eragrostis multicaulis* (*Poaceae*) // Fragmenta Floristica et Geobotanica. 1994. Ser. Polonica 1. S. 209—221.

Hegi G. Amaranthus L. // Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin; Hamburg, 1959—1979. Bd 3. T. 2. S. 465—516.

Kirschner J., Stepânek J. Ononis L. / Kvétena Česka Republiky. Praha, 1995. T. 4. S. 442—443.

Křisa B. Ranunculus L. // Kvétena České socialistické republiky. Praha, 1988. T. 1. S. 425—446.

Liden M. Capnoides Miller // Flora Europaea. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 305.

Mosyakin S. L. Preliminary list of recent additions to the alien flora of Ukraine // Ukr. Bot. Zhurn. 1991. T. 48. N 4. P. 28—34.

Rechinger K. H., Akeroyd J. K. Rumex L. // Flora Europaea. 2nd ed. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 99—107.

Rostański K., Sowa K. Alfabetyczny wykaz efemerofitów Polski // Fragmenta Floristica et Geobotanica. 1986—1987. Ann. 31—32. P. 1—2. S. 151—205.

Smejkal M. Geum L. // Kveténa Ceska Republiky. Praha, 1995. T. 4. S. 316—324.

Webb D. A., Akeroyd J. R., Thart H. Sedum L. // Flora Europaea. 2nd ed. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 429—436.

Yeo P. E. Reseda L. // Там же. 1993. P. 418—420.

Zbigniew M. Ranunculus friesianus (*Ranunculaceae*), a new representative of the *R. acris* complex in Poland // Fragmenta Floristica et Geobotanica. 1991. Ann. 35. P. 1—2. S. 143—147.

Институт ботаники
им. В. Ф. Купревича
НАН Беларуси
Минск

Получено 27 V 1997

SUMMARY

The ecological and geographical characteristics of 77 species from Belorussia are given for the first time. These species represent 52 genera and 22 families. The data on the distribution and habitats of these species are presented.

УДК 581.9(7) : 582.683.2 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

© В. И. Дорофеев

ЧЕТЫРЕ НОВЫХ ДЛЯ СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ ВИДА СЕМЕЙСТВА *BRASSICACEAE*

V. I. DOROFEEV. THE FOUR NEW SPECIES OF *BRASSICACEAE* FOR NORTH AMERICA

В коллекциях Национального гербария Соединенных Штатов Америки (US) обнаружены 4 новых вида для Северной Америки: *Barbarea stricta, Camelina sylvestris, Diplotaxis viminea* и *Erophila krockeri*. Они имеют евразийское происхождение и неоднократно заносились в Новый Свет различными путями.

Исследования коллекций Национального гербария Соединенных Штатов Америки, расположенного в Вашингтоне, проводились мною в конце 1996 г. при финансовой поддержке Смитсониевского института. Это был юбилейный (150 лет) для института год, в связи с чем мне был присвоен статус гостя Смитсониевского института, предусматривавший некоторые небольшие льготы на протяжении моего пребывания в США.

Национальный гербарий не самый крупный в США, тем не менее он входит в число крупнейших в Северной Америке. Коллекции по крестоцветным не очень представительные. Большинство сборов принадлежит Новому Свету, кроме того, имеется незначительный материал по Евразии, Африке и Австралии.

Основная цель моей командировки в Смитсониевский институт заключалась в поиске тератов среди представителей трибы *Thelypodieae* сем. *Brassicaceae*. Просматривая на этот предмет большое количество растений, мне попутно удалось обнаружить 4 новых для Нового Света вида, занесенных в Америку из Евразии.

Barbarea stricta Andrz. Хорошо известный и весьма контрастный вид из Старого Света. Основные признаки вида: прижатые к оси соцветия стручки и лировидные листья с очень крупной верхушечной долей. Его морфология в роде *Barbarea* настолько четкая и обособленная, что мне пришлось этот вид выделить в отдельную секцию *Strictae* V. I. Dorof. (Дорофеев, 1996а). Он приводился в качестве заносного для Сев. Америки М. И. Котовым (1979), однако Reed C. Rollins (1993) в своей монографии о нем не упоминает.

Исследованные экземпляры.

NY, Ithaca, Roadside, open fields, 2 VI 1883, O. E. Pearce.
NY, Camp. Mills Long Island, along small stream, 24 V 1919, N 1698, E. Leonard.
Northern New York, Orra Parker Phelps, 1 VI 1914, N 520, Carrton.
Temagami forest reserve, dry open places, 5 VII 1922, N 6804, W. Watson.
New York, Ithaca, along Triphammer Rd. opposite Golf Course, 18 V 1942, E. McDonald, Jr.
Herbarium of Dartmouth College, C. Hitchcock.
New York, Ithaca, NegundoWorld, 14 V 1894, W. Rowlee.
Massachusetts, Nantucket, Rubbish heap, 30 V 1900. N 21, M. Day.
New York, vicinity of North Harpersfield, Delawar County, 22 VI 1906, N 169, D. LeRoy Topping.
Lafayette College, 10 VII 1935. Th. Porter.
New York, Richmond County, Pleasant Plains, 13 V 1894, C. Pollard.
New York, Syracuse, F. C. Straub. Rhode Island, 10 VI 1903, N 197, E. Chamberlain.
New York, Dutchess County, trash dump. Hyde Park, 18 VI 1971, N 71440, H. Ahles.

Camelina sylvestris Wallr. В роде *Camelina* существуют 2 очень близких вида: *C. sylvestris* и *C. microcarpa* Andrz., которые различают лишь некоторые исследователи. Типовой материал по второму виду, хранящийся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), показывает ряд заметных отличительных признаков по строению и расположению плодов у рассматриваемых видов. *C. sylvestris* отнесен к серии *Microcarpae* V. I. Dorof. (Дорофеев, 1996б) типовой секции *Camelina*. От *C. microcarpa* он отличается более расставленными в соцветии плодами, кроме того, сам плод у *C. sylvestris* несколько крупнее, а вершина его более выпуклая по сравнению с почти плоской у плода *C. microcarpa.*

Достаточно обильная коллекция Национального гербария США по *C. microcarpa* практически вся может быть отнесена к *C. sylvestris*, и лишь только 2 листа действительно принадлежат *C. microcarpa*:

Nevada, 26 VII 1911, K. Reno;
Southeastern Oregon, near Bulah, VIII 1901, N 882, D. Griffiths. E. Morris.

Diplotaxis viminea (L.) DC. Данный вид был обнаружен в коллекциях *D. muralis* (L.) DC. Известно, что *D. muralis* и *D. viminea* морфологически очень близки.Однако различия, на которые мало кто обращает внимание, достаточно существенны, а кроме того, они почти всегда хорошо выражены на исследуемых экземплярах. *D. viminea* имеет лепестки без четко обозначенного ноготка, *D. muralis* — с хорошо заметной границей между узким ноготком и широким отгибом (Котов, 1979; Дорофеев, 1994).

Исследованные экземпляры.

Alberta, cultivated field near Pincher Greek, N 778, 17 VI 1940, E. Mosso.
Alberta, denuded roadside near Brockett, 1 VIII 1939, N 212, E. Mosso.
Alabama, Mobile, Ballast ground Mobile, 20 IV 1892, C. Mohr.
Arizona, Painted Desert, Tuba Oasis, 15—31 VII 1920, N 111, Willard N. Clute.
Bahamas, New Providence, weedy areas, Prospect Waterworks, Prospect Ridge, 77° 25′ 30″ W — 25° 04′ N, common, fl. yellow, 15 VII 1960, N 10500; 2—3 VIII 1960, N 10804, G. Webster, E. Samuel et T. Williams.
Ballart, Greenwich Porsit, Philad, 20 V 1944, C. Parker.
Illinois, Sand-rocket, Flix-weed, a few plants adventitive near tracks, in north part of City Haukegan, Ill., 26 VI 1925, N 4044, H. Benke.
Manitowoc, Wisc. Roadside locally abundant, 24 IX 1937, N 1366, P. Stanley.
Minnesota, plants of Martin County, a Lawn weed at Fairmont, 18 VI 1957, N 23293, J. Moore.
NY, Camden, sand rocket, VIII 1878, N 82, I. Martindale.
Quebec (Canada), Montreal, sur le Mont-Royal, N 8189, 27 X 1934, Frere Cleonique.
Canada, Cape Breton, Sydney, Whopnes, 30 VII 1904, J. Churchill.

Erophila krockeri Andrz. Самый длинноплодный вид в роде *Erophila*. Морфологически плод занимает промежуточное положение между стручком и стручочком и благодаря этому обстоятельству сам вид может быть определен практически без ошибки. Отмечу, что существуют более или менее длинноплодные экземпляры и у *E. verna* (L.) Bess., однако вершина и основание плода не такие островатые, как у *E. krockeri.*

Исследованные экземпляры.

Alabama, Auburn, fields, III 1897, F. Earle.
Alabama, common in cultivated fields, Auburn, Lee Co., 19 III 1900, N 20, F. S. Earle, E. Earle.
California, two miles south of Mormon Bar, Mariposa County, 16 V 1938, N 3432, R. Hoover.
Cincinnati, O. Goshen Sta., Clermont Co. D., field, 23 IV, E. Braun.
Idaho, Coeur d'Alene, Idaho, open hillsides, 20 V 1932, N 1370, H. Rust.
Kentucky, County Greenup, grassy, river billside, South Portsmouth, 21 IV 1935, N 11254, D. Demaree.
N. Ohio, Perkins Tp., Eric Co., 15 IV 1896, E. Moseley.
Vicinity of Safe Harbor, PA, 18 IV 1889, J. Small.
Pennsylvania, Lancaster County, collected near Rohrerstown, 26 IV 1900, A. Heller.
S. Pennsylvania, Collected at safe Harbor, Lancaster County, 29 IV 1893, N 1286, A. Heller, E. Halbach.

Выражаю признательность руководству Смитсониевского института, предоставившему финансовую поддержку для изучения коллекций Национального гербария Соединенных Штатов Америки (US), и доктору Dieter C. Wasshausen за оказанную помощь при подготовке поездки и во время работы в Вашингтоне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дорофеев В. И. Новые данные о крестоцветных Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 102—104.

Дорофеев В. И. Род *Barbarea* (*Brassicaceae*) флоры Кавказа // Бот.журн. 1996а. Т. 81. № 3. С. 130—132.

Дорофеев В. И. Род *Camelina* (*Brassicaceae*) во флоре Кавказа // Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 8. С. 95—99.

Котов М. И. Сем. 66. *Brassicaceae* Brunett (*Cruciferae* Juss. nom. altern.) — Крестоцветные // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 30—148.

Rollins R. C. The *Cruciferae* of Continental North America. California, Stanford, 1993. 976 p.

Ботанический иститут
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 VIII 1997

SUMMARY

Four new species of the *Brassicaceae* for North America were found in the collections of the U. S. A. National Herbarium (US) at Smithsonian Institution, *Barbarea stricta, Camelina sylvestris, Diplotaxis viminea* and *Erophila verna.* All of them were introduced from Eurasia.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.572.2

© **Е. А. Земскова, И. Г. Левичев**

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *GAGEA* (*LILIACEAE*)

E. A. ZEMSKOVA, I. G. LEVICHEV. CHROMOSOME NUMBERS
OF THE SPECIES OF THE GENUS *GAGEA* (*LILIACEAE*)

Приведены данные о диплоидном наборе хромосом 35 образцов 26 видов *Gagea*, для 20 видов — впервые.

Исследования проводили на базе живой коллекции представителей рода *Gagea* Salisb., культивируемой в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (БИН, Санкт-Петербург). Коллекция в течение многих лет пополняется, поддерживается и используется И. Г. Левичевым для изучения особенностей морфогенеза и систематики представителей рода. Идентификация образцов и первичная фиксация осуществлены Левичевым, весь последующий комплекс кариологических исследований выполнен Е. А. Земсковой.

Определение чисел хромосом проводили на давленых препаратах кончиков корней луковиц растений. Для предобработки использовали 0.1 %-ный раствор колхицина в течение 2 ч. Затем корни фиксировали ацетоалкоголем (1 : 3) и окрашивали по Фёльгену.

Первые корни из основания покоящейся луковицы у большинства видов *Gagea* появляются осенью. Они остаются короткими (1—2 мм) весь осенний и зимний периоды. Интенсивный прирост корней происходит в начале весенней вегетации. В стадии развернутого побега и во время цветения корни обычно уже достигли полного развития, их прирост прекращается, появляются отдельные некротические пятна. Фиксацию корней производили в период их стабильного прироста — во время появления первых ростков над поверхностью почвы.

В этот период (начало развития побега) видовая идентификация осуществлялась по особенностям подземных органов, которые обладают высокой диагностической информативностью (Левичев, 1982, 1990). Видовая диагностика опиралась также на многолетние наблюдения, выполнявшиеся при изучении особенностей морфологии данных образцов за весь предшествующий период их культивирования. Каждый образец культивируется в отдельном контейнере. Генеративное воспроизводство образцов в коллекции не допускается — семена удаляются до их созревания. Такая агротехника допускает только вегетативное воспроизводство (клонирование) исходных образцов и сводит к минимуму вероятность засорения контейнеров другими видами.

Растения, у которых брали корешки для кариологических исследований, оставлялись в контейнере для продолжения вегетации. В большинстве случаев эти особи успешно завершали вегетационный цикл, нередко формировали плоды, но 15—20 % из них погибало. Ограниченная численность коллекционного материала не позволяла производить обязательную гербаризацию всех использованных для кариологических исследований особей. При достаточности материала гербаризация выполнялась позже, в период цветения. Кроме этого, весь живой, гербарный и сухой объемный материалы под приведенными ниже коллекционными номерами за период времени от даты сбора и до года фиксации — 1997, несомненно, относятся к исследованному образцу (поскольку образцы клонируются). При коллекционных номерах указаны индексы: «Г» — номер контейнера с живым образцом, «Б» — номер бюкса с объемно высушенными частями (луковица, соцветие, коробочка, семя и т. д.). Фиксированный, гербарный, объемный и живой материалы хранятся и культивируются в соответствующих коллекциях БИН (LE).

Виды, числа хромосом которых ранее не были известны, помечены звездочкой (*).

* *G. aipetriensis* Levichev, **2n = 24**. Украина, Крым, яйла близ вершины г. Ай-Петри, 13 IV 1989, И. Левичев, кол. № 163, Б105.

* *G. artemczukii* A. Krasnova, **2n = 24**. Украина, Крым, близ пос. Межгорье, р. Бурульча, 25 IV 1989, И. Левичев, кол. № Г22, Б9, Б102.

* *G. brevistolonifera* Levichev, **2n = 24**. Узбекистан, Чаткальский хр. Майдантал, Серкели-сай, база заповедника, березняк, 8 VIII 1979, И. Левичев, кол. № Г5, Б618. **2n = 24**. Киргизия, Киргизский хр., Ала-Арча, верх. Адегене-сая, 2300 м над ур. м., 8 VI 1987, Т. Исакова, И. Левичев, кол. № Г131, Б623, Б764. **2n = 48**. Узбекистан, Туркестанский хр., Шахимардан, Кичкине-сай, арчевник, 1800 м над ур. м., 21 V 1981, И. Левичев, кол. № Г109, Б7, Б767. **2n = 24**. Образец выращен из семян, собранных: Узбекистан, Туркестанский хр. Шахимардан, Кичкине-сай, арчевник, 1800 м над ур. м., 21 V 1981, И. Левичев, кол. № Г240, Б634.

* *G. capusii* Terr., **2n = 24**. Узбекистан, Гиссарский хр., пер. Аман-Кутан, 13 V 1980, И. Левичев, кол. № Г61, Б819.

G. davlianidzeae Levichev, **2n = 48**. Киргизия, Чаткальский хр., оз. Сары-Челек, 1800 м над ур. м., ореховый лес, 21 V 1979, И. Левичев, кол. № Г124.

* *G. dubia* Terr., **2n = 24**. Украина, Донецкая обл., побережье Азовского моря, Белосарайская коса, 11 IV 1986, В. Остапко, В. Гумеч, кол. № 97. **2n = 48**. Украина, Крым, на вершине г. Агармыш, 24 IV 1989, И. Левичев, кол. № Г105, Б122.

* *G. erubescens* (Bess.) Schult. et Schult. fil., **2n = 24**. Украина, окр. г. Гайсин, пос. Кирнасовка, грабовая дубрава, 28 III 1989, И. Левичев, кол. № Г12, Б125, **2n = 24**. Россия, окр. г. Белгород, выгон на высоком берегу р. Северский Донец, 9 V 1989, И. Левичев, кол. № Г54, Б127.

* *G. fedtschenkoana* Pasch., **2n = 18.**[1] Казахстан, окр. г. Караганды, 5 V 1988, А. Куприянов, кол. № Г20, Б20, Б805.

G. fistulosa (Ram.) Ker-Gawl., **2n = 60**. Украина, Крым, яйла близ вершины г. Ай-Петри, карстовая воронка, 13 IV 1989, И. Левичев, кол. № Г129, Б126.

G. germainae Grossh., **2n = 24**. Россия, Кабардино-Балкария, в 15 км выше с. Безенги, субальпийский луг, 18 IV 1987, Н. Портениер, кол. № Г329, Б32.

G. granulosa Turcz., **2n = 48**. Россия, Санкт-Петербург, Ботанический сад БИН, обильно 28 IV 1997, И. Левичев. **2n ≈ 60**. Россия, г. Казань, в саду на высоком берегу у Казанки, июль 1982, А. Смирнов, В. Смирнова, кол. № Г211.

* *G. jailensis* Levichev, **2n = 24**. Украина, Крым, Крымский заповедник, пер. Чучель, 17 IV 1989, И. Левичев, кол. № Г249, Б37, Б130.

* *G. longiscapa* Grossh., **2n ≈ 90**. Россия, окр. г. Красноярска, р. Базаиха близ впадения в р. Енисей, заросли караганы, 11 V 1983, Н. Золотухин, кол. № Г303.

* *G. ludmilae* Levichev, **2n = 48**. Узбекистан, Ташкентская обл., окр. пос. Паркент, 13 IV 1980, И. Левичев, кол. № Г95.

G. nakaiana Kitag., **2n = 24**. Россия. Приморский край, окр. пос. Лазо, пойменный лес, 17 V 1996, И. Левичев, кол. № Г126. **2n = 48**. Россия, окр. г. Владивостока, лиственный лес к югу от ботсада, 19 V 1996, И. Левичев, кол. № Г146, Б612.

* *G. paczoskii* (Zapal.) Grossh., **2n = 48**. Украина, южнее г. Гайсин, Короставецкий заказник, обнажения гранитов на берегу р. Южный Буг, 31 III 1989, И. Левичев, кол. № Г60.

* *G. pamiroalaica* Levichev, **2n = 48**. Узбекистан, Гиссарский хр., Игри-су, 2 VI 1980, И. Левичев, кол. № Г102.

---

[1] Число требует дополнительного подтверждения, поскольку в препарате присутствовало всего 2 делящиеся клетки и обе с 18 хромосомами. Данный факт представляет большой интерес, поскольку 2n = 18 — очень редкое и неординарное для представителей рода число, требующее специального рассмотрения вопроса об основном числе хромосом в роде. Ранее 18 хромосом отмечалось у трех видов (Давлианидзе, Левичев, 1987).

* *G. podolica* Schult. et Schult. fil., **2n = 24**. Украина, окр. г. Купянска, устье р. Ольшана, бор на песках, 6 V 1989, И. Левичев, кол. № Г53, Б4, Б106. **2n = 24**. Украина, пос. Троицкое, у слияния р. Гнилой Еланец и р. Южный Буг, 3 IV 1989, И. Левичев, кол. № Г45, Б140, Б145.

* *G. praeciosa* Klok., **2n = 24**. Россия, Курская обл., Центрально-Черноземный заповедник, 10 V 1983, В. Жмыхова, кол. № Г270, Б564, Б777.

G. pratensis (Pers.) Dumort., **2n = 48**. Германия, близ г. Эрфурт, май 1989, R. Fritsch, кол. № Г210.

* *G. pusilla* (F. W. Schmidt) Swet, **2n = 24**. Венгрия, прислан из Будапештского ботанического сада без указания места сбора, 1976, Sz. Priszter, кол. № Г64, Б19. **2n = = 24**. Россия, окр. г. Белгорода, выгон на высоком берегу р. Северский Донец, 9 V 1989, И. Левичев, кол. № Г218.

* *G. rubicunda* Meinsh., **2n = 48**. Эстония, Псковское оз., близ устья р. Выханду, окр. д. Бересье, 18 V 1990, Г. Конечная, И. Левичев, кол. № Г176, Б817.

* *G. terraccianoana* Pasch., **2n = 24**. Россия, окр. г. Владивостока, дубовый лес, 11 V 1996, И. Левичев, кол. № Г205, Б621.

* *G. testudina* Levichev, **2n = 48**. Грузия, окр. г. Тбилиси, Черепашье оз., в кустарниках, 20 IV 1980, М. Давлианидзе, кол. № Г159.

* *G. transversalis* Stev., **2n = 24**. Украина, Крым, яйла близ вершины г. Ай-Петри, 13 IV 1989, И. Левичев, кол. № Г34.

* *G. tribulbilla* Levichev, **2n = 36**. Узбекистан, Гиссарский хр., Шахимардан-сай, арчевник, 1400 м над ур. м., 24 V 1981, И. Левичев, кол. № Г117.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов подпрограммы «Биологическое разнообразие» научного совета РАН и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-48264).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Давлианидзе М. Т., Левичев И. Г. Числа хромосом видов рода *Gagea* (*Liliaceae*) из Средней Азии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 9. С. 1271—1272.

Левичев И. Г. Новые виды рода *Gagea* из Средней Азии // Бот. мат. гербария Ин-та бот. АН УзССР. Ташкент, 1982. Т. 20. С. 17—28.

Левичев И. Г. О возрастной изменчивости и гибридизации у некоторых представителей *Gagea* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 658—667.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 II 1998

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.3

E. Battaglia. Embryological questions: 16. Unreduced embryo sacs and related problems in angiosperms (Apomixis, Cyclosis, Cellularization) // Atti. Soc. Tosc. Sc. Nat., Memory. 1991. Ser. B. Vol. XCVIII. P. 1—134.

(Е. Батталья. Эмбриологические вопросы: 16. Нередуцированиые зародышевые мешки и связанные с иими проблемы у покрытосеменных (апомиксис, циклозис, клеткообразование)

M. P. SOLNTSEVA. *E. BATTAGLIA*. EMBRIOLOGICAL QUESTIONS: 16. UNREDUCED EMBRYO SACS AND RELATED PROBLEMS IN ANGIOSPERMS (APOMIXIS, CYCLOSIS, CELLULARIZATION). 1991

Эта работа, вышедшая отдельной брошюрой, — наиболее значительная за последние 30 лет исследований в области классификации типов развития нередуцированных зародышевых мешков (ЗМ) у регулярных апомиктов. В связи с отсутствием журнала в наших библиотеках представляется необходимым познакомить с ней российских ботаников, так как здесь рассматриваются вопросы определения терминоа, имеющих общебиологическое значение. Основное внимание сосредоточено на терминах, относящихся к апомиксису, при этом дается история становления тех или иных терминов, восстановление их приоритетных названий, обосновывается необходимость использования вновь предложенных терминов, представлена новая классификация типов развития зародышевых мешков у регулярных апомиктов, обсуждаются также вопросы перемещения ядер в ценоцитных клетках и клеткообразования в женском гаметофите цветкоаых растений. Авторы Emilio Battaglia посвятил эту работу памяти своего учителя — одного из пионеров классификаций зародышевых мешков цветковых растений Alberto Chiarugi (Il gametofito femmineo delle Angiospermae nei suoi vari tipo diconstruzione e di sviluppo // N. G. Bot. Ital. 1927. Vol. 34. P. 1—133).

Рецензируемая работа суммирует итоги практических и теоретических исследований и значительно отличается своей завершенностью от предыдущих классификаций автора (Battaglia, 1951, 1963, 1987).[1]

Издание состоит из 7 глав, разбитых на разделы. Первая глава — введение. Во второй главе — «Терминология и рекомендуемые определения» — объясняется ряд используемых терминов. На основании тщательного изучения литературы конца прошлого века Battaglia устанавливает приоритеты авторов в отношении использования ряда терминов и приводит довольно пространные выдержки из их статей на языке оригинала для более полного понимания точки зрения цитируемого автора. Он рассматривает вначале два альтернативных термина — амфимиксис и апомиксис. Термин «амфимиксис» был введен в начале 1891 г. (A. Weismann. Amphymixis oder die Vermischung der Individuen. Jena, 1891). Термин «апомиксис» (apomixis), согласно Battaglia, первым использовал W. Haacke в 1893 г. (Gestaltung und Vererbung. Eine Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig, 1893), потом R. Maire (Journ. Bot. 1900. Vol. 14. P. 80—97, 369—382) использовал термин «apomixie» и затем A. Winkler, но не в 1908 г., как принято считать, а сначала в 1906 г. (Ann. Bot. Buitenzorg, 1906. Ser. 2. Bd 5. S. 208—274).

Далее Battaglia уточняет ряд терминов, используемых при апомиксисе, в соответствующих разделах глав.

---

[1] Работы, указанные в библиографии к рецензируемой книге, в списке литературы к даииой статье не приаодятся.

Партеногенез мужской партнер или отсутствует, полностью неоперативен или просто не необходим.

Псевдогамия — мужской партнер необходим. Тем не менее ядро первого спермия дегенерирует внутри или вне яйцеклетки. Поведение второго ядра спермия не имеет отношения к определению псевдогамии.

Семигамия — здесь мужской партнер необходим. Первый спермий хотя действительно проникает в яйцеклетку, но кариомиксисом это не заканчивается, и дальнейшие независимые деления определяют их участие в развитии гинандроморфного зародыша (семигамного или гемигамного зародыша, см. Battaglia, 1981 — прим. М. С.). Поведение второго спермия не имеет отношения к определению семигамии.

Термины, относящиеся к женскому гаметофиту

Dimixis (укороченное от *dikaryomixis*) — регулярное воспроизведение у покрытосеменных.

Мономиксис (monomixis) — единственное слияние (single karyomixis), т. е. оплодотворение яйцеклетки без оплодотворения центральной клетки или, наоборот, оплодотворение центральной клетки и отсутствие такового в яйцеклетке.

Термин «апомиктический зародышевый мешок» должен относиться к случаям, характеризуемым отсутствием слияния ядер (karyomixis) и в яйцеклетке, и в центральном синкарионе (в центральной клетке).

По поводу использования терминов «эугамия» (eugamy), «анэугамия» (aneugamy) и «апогамия» (apogamy) Battaglia указывает, что их нужно использовать в следующих смыслах.

Эугамия (eugamy) — регулярное димиктическое оплодотворение;

Анэугамия (aneugamy) — любое неправильное, т. е. не димиктическое (non-dimictic), оплодотворение, т. е. семигамия; мономиктическая анэугамия (monomictic aneugamy), т. е. нет слияния в яйцеклетке, но оно происходит в центральной клетке; немиктическая анэугамия (non-mictic aneugamy) — нет слияния ни в яйцеклетке, ни в центральной клетке; андрогенетическая анэугамия (androgenic aneugamy), кратко — андрогенез, т. е. замещение мужским ядром ядра яйцеклетки.

Апогамия (apogamy) — утеря процесса оплодотворения. Поскольку опыление есть первый шаг двойного оплодотворения, термин апогамия должен включать (подразумевать) отсутствие опыления. Апогамия, таким образом, должна соответствовать партненогенезу.

В одном из разделов статьи Battaglia подверг критике выражение «*гаметофитный апомиксис*» (gametophytic apomixis). Он поясняет (стр. 16): термин «апомиксис» означает утрату смешения и такая утрата должна неизбежно относиться к гаметофиту. Из этого следует, что термин «спорофитный апомиксис» не может быть использован, так как в спорофитной фазе жизненного цикла смешения (слияния) никогда не происходит. Отсюда автор делает вывод, что широко распространенное выражение «гаметофитный апомиксис», предложенный G. Stebbins (1950) и концептуально альтернативный «спорофитному апомиксису», не более чем многословное выражение термина «апомиксис».

Обсуждение термина «эндросперм». Первичное ядро эндосперма возникает в результате оплодотворения спермием вторичного ядра зародышевого мешка. Здесь, как подчеркивает Battaglia, выявляется лингвистический контраст между спермием («Sperm» — спермий) и эндоспермом («Endo-*sperm*» — эндосперм). Из-за такого большого противоречия (разночтения), как считает автор, предпочтительно восстановить забытый термин *трофофит* (trophophyte), предложенный еще в 1909 г. (H. Pearson, Philos. Roy. Soc. London. B. 1909, Vol. 200. P. 331—402. Цит. P. 335) и использовать:

а) *зиготрофофит* (zygotrophophyte) вместо так называемого вторичного эндосперма у цветковых; у покрытосеменных трофофит нормально образуется путем оплодотворения ядра (обычно синкарионного) в центральной клетке.

б) *апозиготрофофит* (apozygotrophophyte) — это то, что имеет место во всех случаях, когда в центральной клетке происходят деления без слияния ядер спермия и центрального ядра.

В главе II раздел 8 посвящен определению споры и связанного с ней термина «апоспория». Battaglia считает, что концепция споры является первостепенной в эмбриологической терминологии. (Современная концепция автора была изложена ранее в следующих статьях: Embryological questions: 5. ... Ann. bot. (Roma) 1983. Vol. 41. P. 1—25; Embryological questions: 14. ... Ann. bot. 1989. Vol. 47. P. 7—171).

Начинается изложение этого раздела с определения зиготы. В 1877 г. E. Strasburger ввел термин «зигота» («zygote»), давая ему значение: продукт копуляции. Несколькими годами позднее C. Druery (Jour. Linnean Soc. Bot. 1885. Vol. 21) обнаружил отклонение в репродукции папоротников и назвал его апоспорией (apospory). Этот термин уже использовал S. Vines (Journ. Bot. 1878. N. S. Vol. 7. P. 355—365) в применении к воспроизведению харовой водоросли. После открытия апоспории концепция и определение термина «спора» («spore») стали напрямую и обязательно связывать с новой концепцией апоспории. F. Bowe (Trans. Linnean Soc. Bot. 1887. Vol. 2. P. 302—326) разбирает термин «апоспория» и связанные с ним явления и определяет, что апоспория — это вегетативный процесс, происходящий без участия споры, подобно тому, как «apogamy» означает переход от гаметофита («половой генерации») к спорофиту без включения полового процесса. Таким образом, имеются две точки в жизненном цикле папоротников и мхов — это зигота (zygote) и карпоспора (carpospore). Между зиготой и карпоспорой мы попадаем в период, определяемый термином «спорофит», а период между карпоспорой и зиготой назван «гаметофитом». Отсюда, как считает A. De Bary (Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozen und Bakterien. 1884. Verlag W. Engelmann. Leipzig. S. 131), *спора* — инициальная клетка гаметофита, а *зигота* — инициальная клетка спорофита. Battaglia, вероятно, соглашается с таким определением.

Далее Battaglia подчеркивает, что концепция споры связана с мейозисом. После открытия хромосомной редукции концепция споры стала тесно связываться с ней большинством ученых, хотя некоторые из них (Ernst, 1908; Rutgers, 1923) с теоретической точки зрения подчеркивали независимость концепции споры от редукции хромосом. Отклонения же от амфимиксиса почти исключительно связывались с апоспорией и апогамией. Впервые апоспория была разделена на апоспорию гониальную и апоспорию соматическую A. Chiarugi (Nuov. Giorn.) Bot. Ital. 1926. Vol. 33. P. 501—526; см. также 1927, цит. выше). Если редукция хромосом не происходит в гониальной клетке, т. е. клетке гонады (здесь материнская клетка мегаспор), то это стало называться гониальной апоспорией (gonial apospory). Если отсутствие хромосомной редукции обусловлено тем, что соматическая клетка спорофита трансформируется и развивается непосредственно в гаметофит, то такое явление стало называться соматической апоспорией.

Различие гониальной и соматической апоспории немедленно воспринял O. Rosenberg (1930), который, модифицировав эту терминологию, превратил ее в хорошо известную генеративную и соматическую апоспорию.

Позднее (Edman, 1931) возникает термин диплоспория (diplosporie). В этом случае инициальными клетками гаметофита, развивающимися без редукции хромосом, являются клетки, принадлежащие археспориальной ткани. Этот термин Battaglia подвергает критике в силу ряда причин. Он объясняет, что есть различия (в том числе и лингвистические) между подавлением мейоза в настоящей материнской клетке мегаспор (МКМ), что обозначается апомейотическим спорогенезом (apomeiotic sporogenesis), и амейотическим (ameiotic) спорогенезом, т. е. развитием не из МКМ, а из других клеток семяпочки. Battaglia при этом вводит понятия «эумейоспоры, анэумейоспоры, апомейоспоры», которые он относит к первичному спорогенезу, и «амейоспоры», которое принадлежит ко вторичному спорогенезу. Изобразив это в виде схемы, автор относит к первичному спорогенезу эумейотическую спорию (или эумейоспория), эумейоспоры; анэумейотическую спорию (или анэумейоспория), анэумейоспоры и апомейотическую спорию (или апомейоспория), апомейоспорию. К вторичному спорогенезу автор относит амейотическую спорию (или амейоспорию), амейоспоры.

В отношении этих терминов нужно отметить следующее. Введение таких терминов с суффиксом «мейо» (meio) предполагает изменение смысла уже давно принятого термина «апоспория», и терминов «анэуспория», «гемиспория» и «апоспория», используемых мной (Солнцева, 1987; Solntseva, 1989). Обычно мы понимаем эти термины следующим образом.

Эуспора (euspores) (греч. *eu* — благо и *spore* — посев) — это настоящая спора, т. е. клетка, завершающая развитие спорофита, обычно возникающая в результате правильного мейоза. А раз так, то суффикс «meio» здесь лишен смысла, вроде: «масло — масляное». В отношении термина «анэуспора» — то же самое.

Анэуспора (aneuspores) (греч. *an* — частица отрицания, т. е. отрицание правильной споры, неправильная спора) — это спора, возникшая в результате нарушенного мейоза, т. е. суффикс «meio» здесь излишен. Иными словами, при использовании термина «спора» у цветковых подразумевается, что эта структура образовалась в результате предшествующего мейоза, правильного или нарушенного.

Апоспора (apospores) (частица *apo* — отрицание: помимо, без, пропуская) — это клетка, возникшая без образования споры, но из ее предшественницы, т. е. из материнской клетки спор. Здесь развитие, следовательно, идет без участия спор и без участия мейоза.

Аспора (aspores) (греч. *a* — частица полного отрицания) — это не спора, т. е. клетка, развившаяся из любой другой клетки, но не спорогенной и не из предшественницы споры. (Этот термин предложен Battaglia в 1983 г.). Раз это вообще не спора, то и суффикс «мейо» лишен смысла (мейоз у цветковых проходит только при образовании спор). Отсюда вытекает, что относить апоспоры к «вторичным спорам», а процесс их образования — к вторичному спорогенезу нельзя.

В современном понимании, по крайней мере до сих пор, развитие зародышевого мешка из «других» клеток спорофита, но не из МКМ, считалось апоспорией, хотя логичнее назвать это явление аспорией, как предлагает Battaglia. Однако вряд ли этот термин в таком значении утвердится, поскольку очень широкое распространение он получил и давно был принят специалистами. Относительно постановки вопроса об утверждении терминов на номенклатурной комиссии очередного Международного ботанического конгресса (МБК), как мне кажется, мало надежд. Я присутствовала на заседании такой комиссии на XV МБК. Она в основном занята обсуждением таксономических вопросов (приоритета и авторства видовых названий растений). В отношении утверждения названий и определений каких-либо процессов никогда еще не принималось никаких решений. А как раз в области терминологии и определении понятий явлений апомиксиса этого настоятельно требует время, в этом я совершенно согласна с автором рецензируемой работы.

Battaglia и в этой статье исходит из постулата, что «спора-инициальная клетка женского гаметофита» (Battaglia, 1983, р. 22). Но в действительности инициальной клеткой гаметофита не всегда бывают только споры, но и их предшественницы.

Далее Battaglia предлагает и использует термины «монокариоспоричные» «дикариоспоричные» и «тетракариоспоричные» зародышевые мешки, т. е. он определяет тип развития зародышевого мешка не по количеству спор, участвующих в формообразовании зародышевого мешка, а по числу ядер спор, входящих в состав материнской (инициальной) клетки женского гаметофита.

На мой взгляд этого делать не следует, дабы не допустить дополнительной путаницы. Еще И. Д. Романов (1971) отмечал, что такой способ определения типа развития зародышевого мешка считается неудачным и уже с самого начала приводит к ошибкам. Наиболее яркий пример этому — определение зародышевого мешка тетраспорического типа у *Clintonia* как моноспорического, а у *Tanacetum* как диспорического.

В III главе рецензируемой работы рассматриваются явления движения цитоплазмы в клетке, клеткообразования в зародышевом мешке, соответствие между способом клеткообразования в зародышевом мешке и постмейотическим симультанным цитокинезом в женском и мужском спороцитах. Рассматриваются способы необычной дифференциации элементов яйцевого аппарата. Автор останавливается на движении ядер внутри зародышевого мешка (cyclosis) и на особенностях строения яйцевого аппарата после клеткообразования, что определяется ориентацией фигур деления при последнем митотическом кариокинезе в гаметофите. Подробно рассматривается механизм закладки клеточных перегородок между сестринскими и несестринскими ядрами.

Battaglia отмечает, что клеткообразование в микропилярном конце зародышевого мешка происходит тогда, когда там оказываются 4 ядра. Чаще всего там формируются 2 синергиды (S) + 1 яйцеклетка (E) и 1 полярное (центральное) ядро (CN). Это, как предлагает автор, можно изобразить такой формулой: 2S, E, CN. Встречаются и случаи с другим числом клеток: S, E, 2CN (1 синергида, 1 яйцеклетка, 2 ядра центральной клетки) и даже E, 3CN, т. е. 1 яйцеклетка и 3 ядра центральной клетки. Раздел иллюстрируется лаконичными, легко доступными для понимания схемами.

В главе IV обсуждаются типы развития нередуцированных зародышевых мешков (Battaglia называет из «recurrent types», возвратными или регулярными типами) и дается их классификация.

В итоговой таблице типов развития нередуцированных зародышевых мешков (см. рисунок), повторяющихся (т. е. регулярных) апомиктов он выделяет лишь 6 типов: Taraxacum, Ixeris, Antennaria, Eragrostis, Pennisetum и Hieracium.

Начинается рассмотрение типов развития зародышевых мешков в следующем порядке: a) Hieracium тип; b) Pennisetum (Panicum) тип; c) Antennaria тип; d) Eragrostis тип; e) Taraxacum тип; f) Ixeris тип. В том же порядке и под теми же буквенными обозначениями автор каждому типу посвящает отдельный раздел. Рассмотрим их подробнее.

IVa. Hieracium-тип (амейотический зародышевый мешок (ЗМ), 8-ядерный). Зародышевый мешок (ЗМ) развивается не из материнской клетки ЗМ, а из любой другой нуцеллярной клетки, которая увеличивается и функционирует как амейотическая нередуцированная инициальная клетка ЗМ. Последующее развитие сопровождается 3 ядерными делениями с распределением ядер по полюсам 1 : 1 после первого митоза. После клеткообразования формируется 8-ядерный, 7-клеточный ЗМ с 3 клетками яйцевого аппарата, 3 антиподами и 2 полярными ядрами. Этот тип развития ЗМ впервые был обнаружен у *Hieracium* subgen. *Pillosella* (Rosenberg, 1906, 1907). Обычно этот тип развития относили к апоспории (без образования спор), но Battaglia считает необходимым отмечать главное свойство, т. е. развитие ЗМ без прохождения мейоза, и относит этот тип к амейоспории.

IVb. Pennisetum-тип (*амейотический ЗМ, 4-ядерный*). ЗМ, как и в предыдущем случае, развивается из нуцеллярной клетки, которая, увеличиваясь в размерах, функционирует как амейотическая нередуцированная инициальная клетка. Последующее развитие сопровождается 2 делениями ядер в апикальной части клетки (с распределением ядер 2 + 0 после первого мейоза) и формированием ЗМ с 3 клетками яйцевого аппарата (с 1 яйцеклеткой, 2 синергидами) и 1 полярным ядром (формула E, 2S, CN).

Раньше этот тип развития ЗМ был назван типом Panicum (Battaglia, 1963), но на основании убедительно теперь доказанного приоритета K. Narayan (Cytogenetic studies of apomixis in *Pennisetum*: Ph. D. dissertation. Berkeley, 1951; см. также Proc. Indian Acad. Sci. 1955a, b. Vol. 14 B. P. 33—42, 195—208), установившего этот тип раньше (т. е. в 1951 г.), чем он был обнаружен у *Panicum* (Warmke, 1959), автор переименовывает его в тип Pennisetum.

IVc. Antennaria-тип (*апомейотический ЗМ, 8-ядерный*). Этот тип описывается автором как тип, у которого мейоз полностью подавлен и материнская клетка мегаспор (gynospore — GMC, по Battaglia) удлиняется и функционирует как апомейотическая нередуцированная инициаль. Последующее развитие путем 3 ядерных делений приводит к формированию обычного 8-ядерного, 7-клеточного ЗМ с нередуцированным числом хромосом. Этот тип открыл H. Juel (Beih. Bot. Zentralbl. 1898. Bd 74. S. 369—372).

IVd. Eragrostis-тип (*апомейотический ЗМ, 4-ядерный*). L. Streetman (1963) первый документировал встречаемость диплоспорического 4-ядерного ЗМ для *Eragrostis curvula, E. chloromelas, E. lechmaniana.* Развитие происходит из мегаспороцита, но мейоза (ни гетеротипного, ни гомеотипного деления) не наблюдается. Развитие ЗМ начинается с появления вакуоли в базальной части клетки, единственное ядро смешается в микропиллярную часть, а затем в этой части ядро делится. Следующее деление и клеткообразование приводит к формированию 3-клеточного ЗМ с 1 яйцеклеткой, 2 синергидами и 1 полярным ядром центральной клетки (E, 2S, CN) и редко с 1 яйцеклеткой, 1 синергидой и 2 ядрами центральной клетки (E, S, 2CN).

IVe. Taraxacum-тип (анэумейотический ЗМ, 8-ядерный). При этом типе первое мейотическое деление оканчивается образованием реституционного ядра. Мейоз II дает диаду, а нижняя нередуцированная клетка является инициалью «монокариоспорического» гаметофита, который формируется затем в морфологически нормальный 8-ядерный нередуцированный ЗМ. В определение «Taraxacum-тип» входят явления и происхождения реституционного ядра и развитие гаметофита далее до зрелого состояния.

Развитие женского гаметофита далее происходит из одной (нижней) клетки диады, а другая постепенно исчезает. Каллозные стенки диады исчезают и 1-ядерная клетка, которая одновременно является и продуктом споры, и уже одноядерным ЗМ, приступает к первому митозу (или «гомеотипному»[2] делению, т. е. к мейозу II), образуются 2 диплоидных ядра, которые расходятся к полюсам клетки, т. е. 1 + 1. В центре возникает вакуоль, и после этого на каждом полюсе проходят 2 митоза и на полюсах формируются по 4 ядра (диплоидных), а после клеткообразования и гаметогенеза возникает диплоидный 8-ядерный, 7-клеточный ЗМ с 3-клеточным яйцевым аппаратом (яйцеклеткой и двумя синергидами), 3 клетками антипод и 2 полярными ядрами, сливающимися в центре ЗМ. Так формируется ЗМ Taraxacum-типа.

Здесь необходимо отметить расхождение во взглядах Battaglia в отношении диплоидной материнской клетки ЗМ, имеющей 1 ядро (реституционное). По нашему мнению, как и большинства эмбриологов, каждая клетка диады спор, следовательно, по существу уже диплоспорическая, хотя и 1-ядерная, так как возникла в результате образования в мейозе I как бы 2 клеток, но не разделенных клеточными перегородками, т. е. состоит из «сдвоенных» клеток спор. Ядро же этой клетки диплоидное в результате реституционного «деления». Battaglia считает, что прибавление суффикса «карио» более точно определяет явление, т. е. ЗМ у одуванчика монокариоспорический и с одним, но двойным ядром в результате реституции при мейозе I. Более подробно можно познакомиться со взглядами автора в работе 1989 г. (The evolution of female gametophyte of angiosperms: an interprative key. Embryological questions: 14 // Ann. Bot. (Roma). Vol. 47. P. 7—144).

Далее автор повествует историю открытия способа воспроизведения у одуванчиков. Партеногенез у них был сначала установлен путем классического метода кастрации (Raunkiaer, 1903). Первым анэуспорию у *Taraxacum* открыл Juel (1904, 1905), а наиболее полное описание нарушений мейоза у *Taraxacum* представил Rosenberg (1917).

Нарушения, происходящие при первом делении мейоза у *Taraxacum* и приводящие к образованию реституционного ядра, Rosenberg назвал «halbheterotypische», а в английском переводе «семигетеротипным» (semiheterotypic) делением (Ljungdahl, Svensk. bot. Tidskr. 1922. Bd 16. S. 103—114, цит. S. 106). Псевдогомеотипное деление, которое описал A. Gustafsson (1934), не подтвердилось в последующих исследованиях у рода *Taraxacum* (Fegerlind, 1944; Battaglia, 1945), хотя во многих работах и имеются ссылки на этот тип деления. Он до сих пор остается неподтвержденным и требует переисследования с применением классических и новых методов исследования.

Следует отметить, что Battaglia (Caryologia. 1995. Vol. 48. N 1. P. 1—7) обращает внимание на ошибку в применении термина «гомотипное деление» («homotypic»). Предпочтительнее его использовать в написании «homoeotypic». Вначале W. Flemming (Arch. Mikr. Anat. 1887. Bd 29. S. 389—461) предложил его использовать в написании «homöotypische». Англоязычные биологи правильно его перевели с немецкого как

---

[2] Подробнее см. Battaglia, 1989.

«homoeotypic» (хотя лингвистически более правильно — греч. «homoio»). Но с 1903 г. B. Morttier (1903), J. Farmer и J. Moor (1905) все же стали использовать написание «homotypic». Несмотря на то что этот термин лингвистически неправильный, т. е. состоит из слов разных языков — из латинской приставки «homoeo-» или «homeo-» (а по гречески «homio-») — подобный, сходный, и греческого «typic», все же использование этого термина с приставкой «homo-» недопустимо. При переводе «homo-» получается «тот же самый», а не «подобный», как при переводе слова «homeo-». Поэтому Battaglia советует избегать использования лингвистически неправильного термина «homotypic», или в русской транскрипции термина «гомотипный».

IVf. Ixeris-тип (*анэумейотический ЗМ, 8-ядерный дикариоспорический*). При этом типе развития происходит также нарушение во время мейоза. В результате мейоза I возникает реституционное ядро, а после мейоза II образуются 2 ядра (но в отличие от предыдущего типа между ядрами не закладывается клеточная пластика и клеткообразования не происходит. Возникает 2-ядерная клетка с диплоидными ядрами (с нашей точки зрения, это по существу тетраспора). Развитие гаметофита в этом случае начинается уже с 2-ядерной материнской клетки. Вакуолизация приводит к распределению ядер по полюсам 1 + 1 и далее проходит 2 деления, чтобы сформировалась 4-ядерная структура на каждом полюсе. После клеткообразования и гаметогенеза формируется 3-клеточный яйцевой аппарат (1 яйцеклетка и 2 синергиды), 3 антиподы и 2 полярных ядра (E, 2S, 2CN, 3A), т. е. формируется диплоидный дикариоспорический 2-митозный 8-ядерный, 7-клеточный ЗМ.

Впервые правильно описал и документировал этот тип S. Okabe (1932, см. также 1963).

В главе V рассмотрены возвратные типы нередуцированных зародышевых мешков (сомнительные случаи). Battaglia считает все остальные типы развития ЗМ, ранее им приведенные в книге «Recent advances in embryology of angiosperms» (Delhi, 1963. P. 221—264), или вторичными, или сомнительными, или теоретически предполагаемыми. Приводится итоговая таблица, иллюстрирующая фазы развития спорогенеза и гаметофитогенеза у выше перечисленных типов развития зародышевых мешков регулярных апомиктов (см. рисунок).

В отношении *Allium nutans* I и II, рассмотренных в работе 1963 г., отмечается, что A. Håkansson (1951), A. Hekansson и A. Levan (1957) встретились с явлением эндодупликационного мейоза, т. е. с новым явлением, которое должно состоять из одного дополнительного деления хромосом. По мнению Battaglia (1963), диплоуниваленты образуются или в предмейотическом митозе, или между мейозом I и II, или после мейоза II. Håkansson и Levan теоретически предполагали, что дополнительное деление хромосом может происходить в последнем археспориальном митозе или в молодом мегаспороците (EMC). Battaglia считает, что поскольку точно не выяснено, когда и каким образом происходит эта эндодубликация, и нет точных цитологических картин, то этот тип развития нередуцированного ЗМ и не следует включать в классификацию регулярных (повторяющихся — recurrent) типов ЗМ. По мнению Battaglia, можно предположить подобные случаи и у *Allium odorum*, ранее исследованного Модилевским (1930). Поэтому Battaglia предпочитает этот тип развития ЗМ определять без видового названия, т. е. просто Allium I и Allium II.

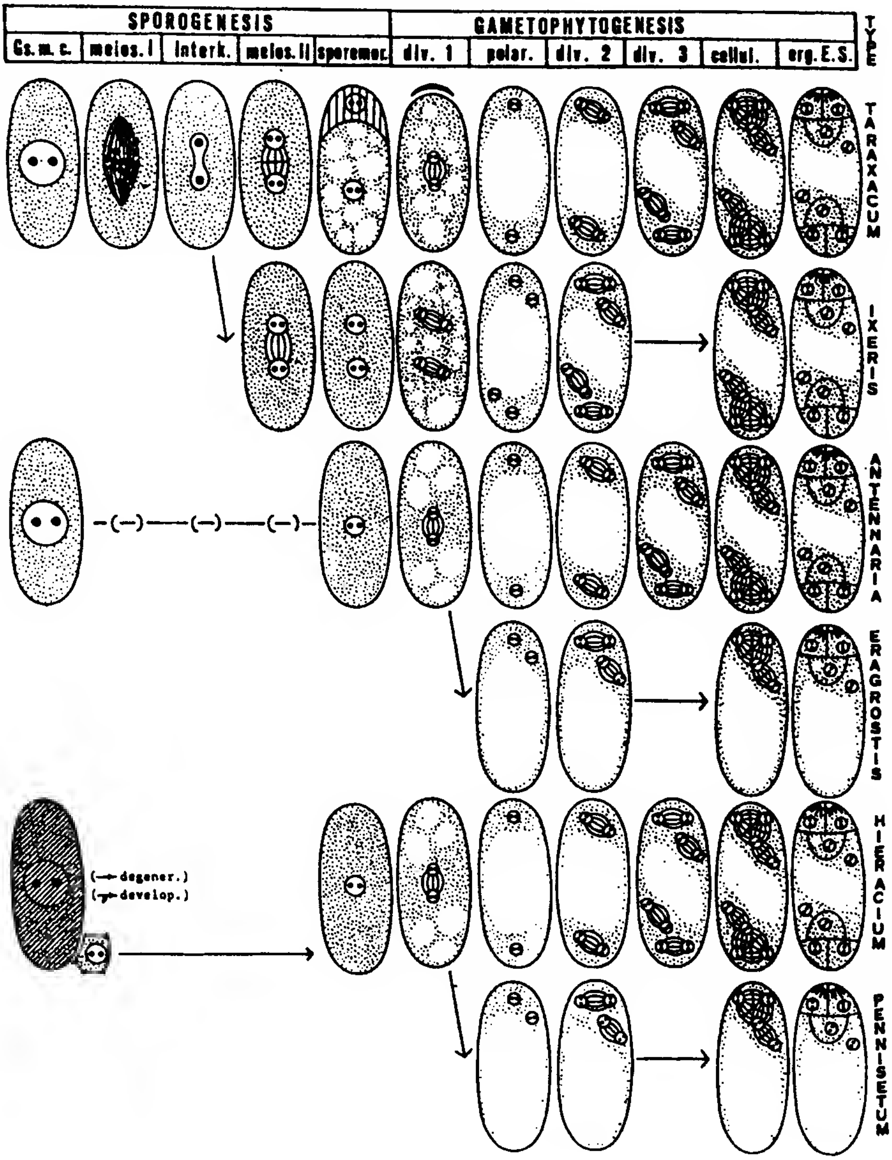
По поводу типа Datura Battaglia отмечает, что его поведение (потеря мейоза II и замена его длительным интеркинезом с последующей эндодубликацией ядра) хорошо документировано (Satina, Blakeslee, 1935), но оно отмечено только в потомстве растений, полученных от опыления пыльцой, обработанной *x*-лучами. В своей же массе у Datura развитие идет по типу Polygonum. Насколько это повторяющийся тип — судить трудно. Поэтому он и не включен Battaglia в его классификацию регулярных типов. Этот тип следует назвать Datura-тип апогомеотипический Polygonum (с диплоидной яйцеклеткой).

В отношении всех ранее отмеченных типов Rudbeckia I, II, III говорится, что нет сведений о возможности оплодотворения яйцеклетки в ЗМ типа Rudbeckia I, тип Rudbeckia II с формированием ЗМ без яйцевого аппарата — явно стерильный. Тип Rudbeckia III выделен, поскольку встречалась двойная реституция в мейозе I и мей-

92 BATTAGLIA E.

PLATE XI

(see the Text p. 113)



Иллюстрвция типов развития нередуцированных зародышевых мешков (с. 92, твбл. XI рецензируемой рвботы).

но дальнейших стадий развития гаметофита не обнаружено. Поэтому этот тип развития и не отнесен к регулярно повторяющимся типам. Тип Rudbeckia III (бывший тип IV, Battaglia, 1951) характеризуется нарушением обоих делений мейоза — и гетеротипическое, и гомеотипическое деления заканчиваются образованием реституционного ядра. В результате такого «деления» сформировалась по сути только 1 клетка, имеющая ядро с четверным набором хромосом (4n). С нашей точки зрения, это тетраспора. Такая клетка является материнской клеткой ЗМ и после последующих 3 митозов образуется 8-ядерный, 7-клеточный ЗМ с распределением ядер по полюсам после первого митоза 1 + 1. Battaglia, схематически изобразивший (в 1963 г.) такой тип развития под названием Rudbeckia-тип III, однако, утверждает, что он наблюдал только случаи биреституции при спорогенезе у *Rudbeckia laciniata, R. speciosa* и *Erigeron karwinskianus*. Дальнейшее же развитие гаметофита он не проследил. Поэтому этот тип он считает не документированным.

Типы Leontodon II и Antennaria I и II (Battaglia, 1963) характеризуются также двойной реституцией (Bergman, 1951, 1953), являются сомнительными и требуют переисследования.

Случаи аутомиксиса (automixis), т. е. удвоения числа хромосом во время развития женского гаметофита, необходимо еще серьезно подвергнуть переисследованию. Сам же термин «*аутомиксис*», введенный P. Thomas в 1936 г. (Journ. Genet. 1936. Vol. 40. N 1—2. P. 119—129) и обозначающий случаи ядерного слияния внутри зародышевого мешка, Battaglia признает неудовлетворительным. Термин «*синкариогенезис*» (synkaryogenesis) кажется ему более предпочтительным. На основании того, что эмбриологическое исследование *Rubus nitidioides* не сопровождалось соответствующими эмбриологическими иллюстрациями, Battaglia считает, что этот тип развития является недоказанным.

В заключение Battaglia приводит краткую запись характеристики основных типов ЗМ, выраженную формулой

Taraxacum-тип	($P^{1}C^{4}$)	анэумейотический (aneumeio) m. k.;
Ixeris-тип	($P^{m}C^{4}$)	анэумейотический (aneumeio) d. k.;
Antennaria-тип	($P^{1}C^{4}$)	апомейотический (apomeio) m. k.;
Hieracium-тип	($P^{1}C^{4}$)	амейотический (ameio) m. k.;
Eragrostis-тип	($P^{apom}C^{4}$)	апомейотический (apomeio) m. k.;
Pennisetum-тип	($P^{am}C^{4}$)	амейотический (ameio) m. k.,

где m. k. (монокарио) — одноядерная материнская клетка ЗМ; d. k. — двуядерная материнская клетка ЗМ; P^{1} — поляризация после первого митоза; P^{m} — поляризация после мейоза (постмейотическая); P^{apom} — поляризация после апомейоза; P^{am} — поляризация после амейоза; C^{4} — целлюляризация происходит при расположении 4 ядер в микрополярной части гаметофита.

Приведенные выше формулы указывают, что 4-ядерные Eragrostis и Pennisetum типы, характеризующиеся (первый) постапомейотической поляризацией (P^{apom}) или (второй) постамейотической (P^{am}) поляризацией, имеют более высоко эволюировавшую модель развития ЗМ апомиктичных покрытосеменных.

Я надеюсь, что приведенные сведения об этой очень интересной статье будут использованы в работах российских эмбриологов.

Сердечно благодарю prof. E. Battaglia за любезно предоставленную возможность познакомиться со многими статьями, опубликованными в журналах, не поступающих в библиотеки нашей страны, в том числе и с этой очень ценной работой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Романов И. Д. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. Киев, 1971. С. 72—113.

Солнцева М. П. Эмбриологические основы апомиксиса у покрытосеменных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Кишинев, 1987. 46 с.

Solntseva M. P. Classification of embryo sacs of apomictic plants, including the structural basis of heterogeneity among embryo sac nuclei // Apomixis newsletter. Orstom, Mexica, 1989. P. 4—9.

© *М. П. Солнцева*

Международный центр
«Биоэкологический контроль»
Санкт-Петербург

Получено 9 IV 1998

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 9

«Parlatorea» — новое непериодическое издание в области геоботаники

T. K. YURKOVSKAYA. «PARLATOREA», A NEW NON-PERIODICAL PUBLICATION IN THE FIELD OF GEOBOTANY

В последнее время многие издания называют в честь выдающихся ученых — «Tüxenia», «Lindbergia», «Braun-Blanquetia» и т. д. Filippo Parlatore — знаменитый итальянский ботаник, автор пятитомной «Флоры Италии» (Parlatore, 1848—1875), основатель гербария Центральной Италии во Флоренции, который положил начало институту гербариев как научных учреждений (Moggi, 1988; Nardi, 1988). Именно в его честь назвали новый журнал его основатели — сотрудники лаборатории фитогеографии Флорентийского университета.

Во вступлении редакторы объясняют, что потребность в таком журнале, несмотря на многочисленность уже существующих ботанических изданий, связана с тем, что, как показывает опыт, журналы отдают предпочтение коротким статьям. Публикация монографий во многих изданиях имеет либо очень высокую себестоимость, либо от сдачи рукописи до выхода в свет проходит столь длительное время, что порой теряется актуальность исследования. Издатели «Parlatorea» предполагают преодолеть эти негативные стороны, так как избрали дешевый способ электронного набора, а непериодичность позволяет публиковать материал сразу, как появляется в этом необходимость.

Журнал предназначен для публикаций монографий в области синтаксономии и геоботаники, обзоров определенных синтаксономических групп или синтаксономии отдельных территорий.

Ответственный директор издания P. V. Arrigoni. Редакционный комитет составляют профессора Флорентийского университета P. V. Arrigoni, E. Nardi и M. Raffaelli.

В редакционный совет помимо названных входят профессора F. Pedrotti из университета Камерино и V. De Dominicis из университета Сиены. В 1996 г. вышел первый том, редакторы которого P. V. Arrigoni и L. Dell'Olmo.

Опубликованные в этом томе 4 работы посвящены растительности небольших территорий на востоке и в центре Сардинии.

Статья Arrigoni, открывающая книгу, — это пояснительный текст к карте м. 1 : 50 000, охватывающей небольшую площадь на востоке острова. Карта, согласно классификации карт растительности Италии, предложенной Pedrotti (Педротти, 1997), относится к типу фитосоциологических, т. е. картируемые единицы соответствуют единицам классификации по системе J. Braun-Blanquet, но сгруппированы они в легенде (в отличие от классических фитосоциологических карт) не в порядки, классы и другие высшие категории системы Браун-Бланке, а по физиономическому принципу, отражающему их структуру и состав, связанные со степенью деградации растительного покрова: лесные древесные формации, кустарниковые деградированные, смешанные кустарниково-травяные. В отдельную группу выделены культуры и урбанизированные площади. Автор и ставил перед собой задачу найти физиономические критерии для выделения картируемых единиц и выявить корреляции между ними и единицами системы Браун-Бланке. По его мнению, классификация по физиономическим признакам более удобна для целей картографии. Однако карта имеет те же недостатки, указанные ранее Pedrotti, что и классические фитосоциологические карты; главный из них — невозможность установить какие-либо закономерности в распределении растительности. В этом отношении (невозможность увидеть на карте закономерности распределения растительности) это несомненный шаг назад в сравнении с картами, издаваемыми под руководством Pedrotti. Указанного недостатка легко можно было бы избежать, перестроив структуру легенды и подчинив единицы деградированной растительности соответствующим лесным категориям, антропогенными стадиями которых они являются. В представленном же виде эти карты скорее всего являются картами нарушенности растительного покрова. Последнее, несомненно, тоже важно, и такие карты имеют самостоятельное значение, но они не заменяют карту растительности.

Однако есть в этой работе и интересные, с точки зрения анализа физиономической структуры сообществ, подходы. Например, автор предлагает графические модели ярусной структуры, им разработана оригинальная система жизненных форм, которая дана в приложении к работе.

Следующая статья — того же автора — описание дюнного прибрежного комплекса на северо-востоке Сардинии; это классический синтаксономический анализ растительности с выделением нескольких новых ассоциаций. Примечательно лишь то, что вслед за J.-M. Gehu (Gehu et al., 1984) автор рассматривает растительность дюн и междюнных понижений как единое ландшафтное целое, которое мы бы назвали сочетанием или, следуя Т. И. Исаченко (1969), мезокомбинацией, подчеркнув единство и связь в структуре самого растительного покрова, а не только в ландшафте.

Заключают книгу статьи Arrigoni с соавторами, посвященные описанию двух лесных хозяйств в центральной Сардинии и сопровождаемые таблицами, в которых выделено 2 новых ассоциации черноольшатников.

Следует подчеркнуть, что во всех 4 статьях приведен хороший анализ экологических и физико-географических условий, особое внимание уделено климату, водному балансу территорий, что выгодно отличает их от современных отечественных геоботанических работ, в последнее время пренебрегающих этими показателями или использующих их очень формально. Думаю, что рецензируемая книга будет интересна геоботаникам России не только для знакомства с малоизвестной нам растительностью Сардинии, но и для изучения некоторых методических подходов к анализу структуры сообществ и их связей с климатическими параметрами.

В заключение благодарю К. В. Мельницкую за помощь в переводе с итальянского.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Исаченко Т. И. Сложение растительного покрова и картографирование // Геоботаническое картографирование 1969. Л., 1969. С. 20—33.

Педротти Ф. Современное состояние картографии растительности в Италии // Геоботаническое картографирование 1996. СПб., 1997. С. 39—42.

Gehu J. M. et al. Essai synsystematique et synchorologiques sur la végétations littorale italiennes dans un but conservatoire: I. Dunes et vases salées // Docum. Phytosoc. Camerino, 1984. Vol. 8. P. 393—469.

Moggi G. Gli erbari in Italia dall'800 ad oggi // 100 anni di ricerche botaniche in Italia (1888—1988). Societa Botanica Italiana. Firenze, 1988. Vol. 2. P. 959—984.

Nardi E. La botanica sistematica italiana negli ultimi cento anni (1888—1988) // Там же. 1988. P. 483—518.

Parlatore F. Flora Italiana. Firenze, 1848—1875. Vol. 1—5.

© *Т. К. Юрковская*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 I 1998

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1998. Vol. 83. N 9)

Page

Okhapkin A. G. Phytoplankton species composition as an indicator of environmental conditions in rivers of different types 1
Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 2. *Spiraeoideae* except *Spiraeeae* and *Lyonothamneae* 14
Baikova E. V. Life-forms and architectural models in the genus *Salvia* (*Lamiaceae*) 28

COMMUNICATIONS 39

Malysheva N. V. Lichens of St. Petersburg. 3. The influence of town environment and lichen indication of atmospheric pollution 39
Baisheva E. Z., Potemkin A. D. On the liverwort flora of Bashkiria 46
Gavrilenko I. G., Gorovoy P. G. On the systematic position of *Thalictrum baicalense* (*Ranunculaceae*) 52
Olonova M. V. The morphological differentiation of *Poa glauca* (*Poaceae*) 54
Lavrinenko I. A., Tkachenko K. G., Elsakov V. V. Population and interspecific variability of the two species of the genus *Rhodiola* (*Crassulaceae*) in the Arctic 63
Pechenyuk E. V., Radkova N. A. Restoration of the population of *Trapa natans* (*Trapaceae*) in the flood-plane lake of the Khoper river 70
Klochikhina L. I. New data on the distribution of *Quercus mongolica* (*Fagaceae*) in the Transbaicalia 75
Berezutsky M. A. Tolerance of vascular plants to anthropogenic habitats (with special reference to the flora of the environs of Saratov city) 77
Bobrovskaya N. I. On the efficiency of water utilization by desert plants of Mongolia 83
Safronova G. P. Macroelement content in needle of *Picea obovata* (*Pinaceae*) young growth . 89

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 96

Strelnikova N. I., Kozyrenko T. F., Jackovschikova T. K. A new genus *Hyalopoda* from the family *Hyalodiscaceae* (*Bacillariophyta*) 96
Tscherneva O. V. Synopsis of the species of the sections *Stechmannia* and *Derderia* of the genus *Jurinea* (*Asteraceae*) 98
Imkhanitskaya N. N. The family *Oleaceae* in the Caucasian flora. 1. The genera *Jasminum* and *Fraxinus* 106

FLORISTIC FINDINGS 116

Pystina T. N. *Lobaria hallii* (*Lichenes*), a new species for Russia 116
Tretyakov D. I. New adventive vascular plants for the Belorussian flora 119
Dorofeev V. I. The four new species of the *Brassicaceae* for North America 133

CHROMOSOME NUMBERS 136

Zemskova E. A., Levichev I. G. Chromosome numbers of the species of the genus *Gagea* (*Liliaceae*) 136

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 139

Solntseva M. P. *E. Battaglia*. Embryological questions: 16. Unreduced embryo sacs and related problems in angiosperms (Apomixis, Cyclosis, Cellularization). 1991 139
Yurkovskaya T. K. «Parlatorea», a new non-periodical publication in the field of geobotany 148

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1998. Т. 83. № 9)

Стр.

Охапкин А. Г. Видовой состав фитопланктона как показатель условий существования в водотоках разного типа . . . 1
Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия первичной и вторичной коры *Rosaceae*. 2. *Spiraeoideae* за исключением *Spiraeeae* и *Lyonothamneae* . . . 14
Байкова Е. В. Исследование жизненных форм и архитектурных моделей в роде *Salvia* (*Lamiaceae*) . . . 28

СООБЩЕНИЯ . . . 39

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 3. Влияние городских условий и лихеноиндикация атмосферного загрязнения . . . 39
Баишева Э. З., Потемкин А. Д. К флоре печеночных мхов Башкирии . . . 46
Гавриленко И. Г., Горовой П. Г. О систематическом положении *Thalictrum baicalense* (*Ranunculaceae*) . . . 52
Олонова М. В. Морфологическая дифференциация *Poa glauca* (*Poaceae*) . . . 54
Лавриненко И. А., Ткаченко К. Г., Елсаков В. В. Популяционная и межвидоаая изменчивость двух видов рода *Rhodiola* (*Crassulaceae*) в условиях Арктики . . . 63
Печенюк Е. В., Радькова Н. А. Восстановление численности *Trapa natans* (*Trapaceae*) в пойменном водоеме реки Хопёр . . . 70
Клочихина Л. И. Новые данные о распространении *Quercus mongolica* (*Fagaceae*) в Забайкалье . . . 75
Березуцкий М. А. Толерантность сосудистых растений к антропогенным местообитаниям (на примере флоры окрестностей г. Саратова) . . . 77
Бобровская Н. И. Об эффективности использования воды пустынными растениями Монголии . . . 83
Сафронова Г. П. Содержание макроэлементов в хвое подроста *Picea obovata* (*Pinaceae*) . . . 89

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 96

Стрельникова Н. И., Козыренко Т. Ф., Жаковщикова Т. К. Новый род *Hyalopoda* семейства *Hyalodiscaceae* (*Bacillariophyta*) . . . 96
Чернева О. В. Конспект видов секций *Stechmannia* и *Derderia* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) . . . 98
Имханицкая Н. Н. Семейство *Oleaceae* во флоре Кавказа. 1. Роды *Jasminum* и *Fraxinus* . . . 106

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . 116

Пыстина Т. Н. *Lobaria hallii* (*Lichenes*) — новый для России вид . . . 116
Третьяков Д. И. Новые заносные виды растений для флоры Белоруссии . . . 119
Дорофеев В. И. Четыре новых для Северной Америки вида семейства *Brassicaceae* . . . 133

ЧИСЛА ХРОМОСОМ . . . 136

Земскова Е. А., Левичев И. Г. Числа хромосом представителей рода *Gagea* (*Liliaceae*) . . . 136

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 139

Солнцева М. П. *Е. Батталья.* Эмбриологические вопросы: 16. Нередуцированные зародышевые мешки и связанные с ними проблемы у покрытосеменных (апомиксис, циклозис, клеткообразование). 1991 . . . 139
Юрковская Т. К. «Parlatorea» — новое непериодическое издание в области геоботаники . 148

УВАЖАЕМЫЕ АВТОРЫ!

Редакция напоминает, что присылаемые иллюстрации должны отвечать следующим требованиям.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге; все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, чтó приведено на оси абсцисс и чтó на оси ординат.